УДК 581.82

© А. Е. Васильев

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *ARABIDOPSIS THALIANA* В ХОДЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ. 3. ЗАМЫКАЮЩИЕ КЛЕТКИ УСТЬИЦ

A. E. VASSILYEV. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* DURING DIFFERENTIATION. 3. GUARD CELLS OF STOMATA

С целью выявления тканевой специфичности ультраструктуры устьиц проведен детальный сравнительный анализ количественных ультраструктурных признаков замыкающих клеток и их органелл в сравнении с изученными ранее (Васильев, 2000; Васильев, Муравник, 2001) клетками протодермы апикальной меристемы и палисадного мезофилла закончившего рост 4-го листа *Arabidopsis thaliana.* Изучены количественные признаки структуры пластид основных клеток нижней эпидермы. Установлено, что в замыкающих клетках доля оболочки (30 %) во много раз выше, чем в клетках мезофилла (2 %), но вакуолизированы они в 2 раза слабее, хотя в обоих типах клеток вакуоли являются преобладающим компонентом. В отличие от мезофилла после завершения стадии деления клеток в листе репликации пластид и митохондрий в замыкающих клетках не происходит, их число в клетке остается таким же, каким оно было в меристеме. Пластиды, превращающиеся в хлоропласты, растут, но в значительно меньшей степени, чем хлоропласты мезофилла, и не становятся преобладающим компонентом цитоплазмы; тилакоидная система в них развита значительно слабее, но содержание крахмала — выше. Размер митохондрий, как и в мезофилле, не изменяется, но система крист развивается сильнее. Увеличиваются число и размер пероксисом, но во много раз меньше, чем в мезофилле. Сохраняются кортикальные микротрубочки, исчезающие из клеток мезофилла. В структуре ядра различий нет. В нижней эпидерме развиваются типичные, обычно бескрахмальные хлоропласты с почти не уступающей пластидам мезофилла тилакоидной системой, но более мелкие, чем даже в устьицах. На 1 замыкающую клетку приходится в среднем 6 хлоропластов, 77 митохондрий, 9 пероксисом и 14 диктиосом.

Ключевые слова: *Arabidopsis*, устьица, ультраструктура, морфометрия, дифференциация.

В 1-й статье настоящей серии (Васильев, 2000) был дан сравнительный анализ количественных признаков ультраструктуры клеток апикальной меристемы и примордиев листьев *Arabidopsis thaliana*, во 2-й — (Васильев, Муравник, 2001) рассматривается динамика этих признаков у клеток мезофилла в ходе внепочечного роста листа. В настоящей работе проанализированы количественные ультраструктурные признаки замыкающих клеток устьиц закончивших рост листьев в сравнении с таковыми клеток мезофилла и протодермы — меристемы, из которой в конечном счете происходит эпидерма с устьицами.

Сведения об ультраструктуре замыкающих клеток устьиц имеются в довольно большом числе работ. Они касаются клеток закончивших рост листьев покрытосеменных (Allaway, Setterfield, 1972; Pallas, Mollenhauer, 1972; Whatley, 1972; Sanchez, 1977; Couot-Gastelier, Louguet, 1992, и др.). В обзорных статьях W. Allaway, F. Milthorpe (1976) и P. Louguet с соавт. (1990) была предпринята попытка представить обобщенную характеристику ультраструктуры замыкающих клеток. Часть работ (Kaufman et al., 1970; Landré, 1972; Singh, Srivastava, 1973; Galatis, Mitrakos, 1980; Wille, Lucas, 1984) посвящена ультраструктурным аспектам дифференциации устьиц. Проводился сравнительный ультраструктурный анализ замыкающих клеток устьиц различных покрытосеменных (Мирославов, 1971, 1974; Faraday et al., 1982) и голосеменных (Васильев, Васильева, 1976) растений, закрытых и открытых устьиц одного и того же растения (Мирославов, 1972; Couot-Gastelier et al., 1984). Однако

детального количественного описания ультраструктуры замыкающих клеток в сравнении с клетками мезофилла до сих пор не сделано. Некоторые количественные ультраструктурные показатели замыкающих клеток устьиц приводятся в 2 исследованиях — W. Allaway и G. Setterfield (1972), выполненных на *Vicia faba* и *Allium porrum*, и C. Pearson и F. Milthorpe (1974), выполненных на *Commelina cyanea* и также на *Vicia faba*. T. Butterfass (1995), пользуясь световым микроскопом, подсчитал число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц в изолированной эпидерме у более чем 6000 видов семенных растений. В отношении объекта настоящего исследования *Arabidopsis thaliana* имеется статья L. Zhao и F. Sack (1999), посвященная некоторым ультраструктурным аспектам дифференциации устьиц, однако в ней практически отсутствуют сведения об ультраструктуре компонентов замыкающих клеток устьиц. В статье G. Lascève с соавт. (1997) дается сравнительный анализ поведения устьиц нормальных и не способных к синтезу крахмала мутантных растений *Arabidopsis thaliana*, приводятся электронно-микроскопические снимки устьиц и хлоропластов замыкающих клеток, но говорится лишь о сходстве их ультраструктуры (за исключением отсутствия крахмальных зерен у мутанта) без ее конкретного описания. Согласно Butterfass (1995), число хлоропластов в клетках устьиц у 53 исследованных видов трибы *Arabideae* в сем. *Brassicaceae* колеблется от 4.5 до 15, составляя в среднем 6.4.

Целью настоящей статьи является установление количественных признаков ультраструктуры и закономерностей их изменений в ходе дифференциации, специфических для устьиц.

Материал и методика

На парадермальных и поперечных ультратонких срезах была изучена ультраструктура замыкающих клеток абаксиальных устьиц закончившего рост 4-го листа у восьми 29-дневных растений местной (С.-Петербург) популяции, выращенных в естественных условиях жаркого лета 1999 г. Исходя из того, что фиксация материала осуществлялась в 10 ч утра в солнечную погоду при достаточном увлажнении почвы, устьица должны были быть открытыми, т. е. имели максимальный объем.

Определялись те же количественные параметры структуры клетки и органелл, что и для клеток апекса побега и мезофилла листа (Васильев, 2000; Васильев, Муравник, 2001). Кроме компонентов замыкающих клеток для сравнения были определены величина пластид и площадь поверхности их тилакоидных мембран в основных клетках нижней эпидермы этих же листьев. Методика исследований подробно описана ранее (Васильев, Муравник, 1997а; Васильев, 2000). Для вычисления среднего объема замыкающей клетки (V, мкм^3) была использована формула (Pearson, Milthorpe, 1974)

$$V = 0.125\,\pi\, G\, D\, (L_d + L_v)\, C,$$

где G — максимальная ширина клетки под прямым углом к устьичной щели, мкм; D — максимальная глубина клетки; L_d — длина дорзальной (наружной) стенки; L_v — длина вентральной (примыкающей к щели) стенки; C — эмпирический поправочный коэффициент, равный 0.9. Эта формула исходит из допущения, что замыкающие клетки имеют форму искривленного цилиндра. В ней значение D измерялось на поперечном срезе листа, остальные показатели — на парадермальных срезах, причем для измерения значений L_d и L_v использовался планиметр.

Признаки замыкающих клеток устьиц многократно сравниваются с таковыми клеток протодермы и мезофилла, опубликованными ранее (Васильев, 2000; Васильев, Муравник, 2001). Данные по мезофиллу включены в таблицы, и в дальнейшем ссылки на эти работы в тексте не даются.

Результаты и обсуждение

Устьица у *Arabidopsis thaliana* на поперечном срезе почти круглые (табл. I, *а*), т. е. относятся к типу *Amaryllis* (Мирославов, 1974); по сравнению с другими растениями (Meidner, Mansfield, 1968; Weyers, Meidner, 1990) мелкие, имеющие в открытом состоянии длину 18.9 ± 0.8 мкм и ширину 14.2 ± 0.3 мкм. У растений экотипа *Columbia*, выращенных в камере с более низкой, чем естественная, интенсивностью освещения, устьица несколько более крупные (15.6 и 22.2 мкм соответственно) и имеют иную форму: ширина их значительно превышает длину (Zhao, Sack, 1999). По среднему объему (690 мкм^3) замыкающие клетки листьев растений исследованной в настоящей работе популяции более чем в 70 раз мельче клеток палисадного мезофилла (49 000 мкм^3) (Васильев, Муравник, 2001), в 17 с лишним раз мельче замыкающих клеток *Commelina cyanea* (12 000 мкм^3) и почти в 7 раз (4700 мкм^3) — *Vicia faba* (Pearson, Milthorpe, 1974) — излюбленных объектов физиологических исследований устьиц. По сравнению с клетками протодермы объем замыкающих клеток увеличился всего в 5 раз, тогда как клеток мезофилла по сравнению с клетками примордиев листьев — почти в 320 раз.

Характерной особенностью замыкающих клеток устьиц является большая и неравномерная толщина их оболочки — важный фактор осуществления устьичных движений (Мирославов, 1974; Васильев, Васильева, 1976; Weyers, Meidner, 1990). У *Arabidopsis thaliana* остается мало утолщенной дорзальная (смежная с сопутствующими клетками) стенка замыкающей клетки (табл. I, *а*). Оболочка замыкающих клеток в открытых устьицах занимает почти 1/3 объема клетки (табл. 1), увеличиваясь в 3 раза по сравнению с оболочкой клеток протодермы апикальной меристемы. Приблизительно столько же (40 % объема в закрытых, с увеличенной по отношению к открытым устьицам долей оболочки) занимает оболочка в замыкающих клетках *Commelina cyanea* и *Vicia faba* (Pearson, Milthorpe, 1974). В то же время доля оболочки в объеме клеток палисадного мезофилла по сравнению с клетками апикальной меристемы снижается почти в 3 раза. Плазмодесмы в стенках замыкающих клеток, смежных с соседними клетками, отсутствуют, как и в замыкающих клетках большинства растений (Singh, Srivastava, 1973; Faraday, Thomson, 1982; Wille, Lucas, 1984). Плазмалемма образует многочисленные инвагинации и складки (табл. II, *а*), увеличивающие ее активную поверхность. Они должны иметь важное значение в функционировании устьиц, поскольку в отсутствие плазмодесм обмен веществ с соседними клетками может происходить только через апопласт и плазмалемму. К плазмалемме приурочены многочисленные микротрубочки, располагающиеся параллельно друг другу и перпендикулярно продольной оси клетки (табл. II, *б*). Согласно литературным данным (Couot-Gastelier, Louguet, 1992), микротрубочки в зрелых замыкающих клетках встречаются только в период открывания устьиц и каким-то образом участвуют в этом процессе, однако у *Arabidopsis* они сохраняются и в тот период, когда устьица должны быть открыты. Кроме микротрубочек у плазмалеммы редко можно видеть окаймленные пузырьки (табл. II, *б*, стрелки), более крупные (средний диам. 0.09 мкм), чем связанные с диктиосомами окаймленные пузырьки. Частота их встречаемости составляет 0.8 ± 0.3 на 1 мкм^2 среза цитозоля, или 90 на клетку. Считается (Low, Chandra, 1994; Crooks et al., 1999), что пузырьки такого размера и локализации участвуют в эндоцитозе, в том числе в интернализации, удалении ставших излишними участков плазмалеммы, ее обороте.

Кутикула (табл. II, *а*), покрывающая наружную стенку замыкающих клеток и свободную поверхность внутренних стенок (в щели и подустьичной полости), очень тонкая, гомогенная, темная, почти не отличается по структуре от таковой основных эпидермальных клеток и клеток протодермы апикальной меристемы. Она лишь несколько толще (0.045 ± 0.0007 мкм), чем гомогенная кутикула (0.029 ± 0.0005 мкм) эпидермы и так называемая первичная кутикула, или прокутикула (по Heide-Jørgensen, 1991), характерная для клеток протодермы апикальной меристемы (0.030 ± ± 0.0003 мкм). Внутренняя кутикула, покрывающая стенки подустьичной полости,

ТАБЛИЦА 1

Количественные показатели ультраструктуры компонентов замыкающих клеток устьиц (У) и клеток мезофилла (М) закончившего рост 4-го листа

Компоненты клеток, тип клеток		Парциальный объем, %	Объем на клетку, мкм^3	Размеры			Число	
				больший, мкм	меньший, мкм	объем, мкм^3	на срез	на клетку
Оболочка	У	30.0 ± 2.0	207.6					
	М	2.2 ± 0.1	1079					
Вакуоли	У	42.9 ± 2.1	296.7					
	М	82.1 ± 1.7	40254.7					
Ядро	У	3.4 ± 0.4	23.8	4.4 ± 0.2	3.2 ± 0.1			
	М	0.1 ± 0.01	39					
Ядрышко*	У	0.8 ± 0.2	0.2	0.7 ± 0.1	0.7 ± 0.06			
	М	—	—					
Цитоплазма	У	23.7 ± 1.4	163.9					
	М	15.6 ± 1.6	7658					
Пластиды	У	7.2 ± 0.6	49.8	3.1 ± 0.1	1.6 ± 0.1	7.84	2.0 ± 0.16	6
	М	10.5 ± 1.0	5148	6.5 ± 0.2	1.8 ± 0.01	32.90	25.1 ± 2.8	156
Митохондрии	У	1.7 ± 0.1	11.8	0.7 ± 0.04	0.4 ± 0.01	0.10	6.4 ± 0.5	77
	М	1.5 ± 0.2	735	0.8 ± 0.03	0.5 ± 0.02	0.17	37.8 ± 7.2	461
Пероксисомы	У	0.2 ± 0.03	1.1	0.6 ± 0.04	0.4 ± 0.02	0.06	0.7 ± 0.1	9
	М	1.3 ± 0.3	637	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.52	8.0 ± 2.1	50
Диктиосомы	У	0.1 ± 0.02	0.9	0.5 ± 0.02	0.1 ± 0.01	0.03	1.2 ± 0.1	14
	М	0.02 ± 0.01	10	0.5 ± 0.01	0.1 ± 0.02	0.03	3.8 ± 0.6	27
Липидные капли**		0.2 ± 0.03	1.4	0.5 ± 0.02	0.3 ± 0.02	0.04	0.9 ± 0.1	35
Цитозоль***	У	14.3 ± 0.6	100.3					
	М	2.2 ± 0.1	1079					

Примечание. * — доля от объема ядра, %; ** — определяли только в устьицах; *** — в цитозоль включены рибосомы, эндоплазматический ретикулум, пузырьки и липидные капли.

имеет такую же небольшую толщину, но не гомогенную, а ламеллярную структуру. Таким образом, блокирование развития собственно кутикулы является, очевидно, специфической особенностью резушки.

По сравнению с другими исследованными растениями замыкающие клетки у резушки сильно вакуолизированы и бедны органеллами (табл. I, *б*). Их полость в основном занята типичной центральной вакуолью — местом накопления осмотически активных веществ, происходящего при раскрывании устьиц (Weyers, Meidner, 1990; Talbott, Zeiger, 1996). По степени вакуолизации (42.9 %, табл. 1) они мало отличаются, например, от клеток мезофилла *Populus deltoides* (48.5 %) (Васильев, Муравник, 1997б); однако клетки мезофилла *Arabidopsis thaliana* вакуолизированы еще сильнее (более 80 %). По распределению содержимого замыкающие клетки построены полярно: ядро и основное количество цитоплазмы, включая все хлоропласты и пероксисомы, почти все митохондрии и диктиосомы, сосредоточены у внутренней периклинальной стенки, тогда как у наружной стенки слой цитоплазмы имеет минимальную толщину (табл. I, *а*; II, *а*). Объем цитоплазмы в целом в них (табл. 1) в 47 раз меньше такового клеток мезофилла, но парциальный объем — в 1.5 раза больше. При этом по сравнению с меристематической стадией во время роста листа объем цитоплазмы в замыкающих клетках увеличился всего в 1.8 раза, тогда как в клетках мезофилла — более чем в 83 раза.

3-е место (после оболочки и вакуолей) по объему в замыкающих клетках занимает цитозоль (табл. 1) с рибосомами, эндоплазматическим ретикулумом и секреторными пузырьками. Последние 2 компонента занимают 13.3 ± 0.9 % его объема. Относитель-

ный объем цитозоля по сравнению с апикальной меристемой сократился значительно (с 54.3 до 14.5 %), абсолютный его объем хотя и увеличился, но незначительно — всего в 1.3 раза, тогда как в мезофилле он вырос в 14.6 раза (табл. 1) — указание на то, что дифференциация его клеток сопровождалась значительным новообразованием «живой материи» клетки. В отличие от мезофилла цитозоль остается преобладающим компонентом замыкающих клеток. Плотность распределения свободных рибосом в нем по сравнению со стадией апикальной меристемы сократилась почти в 1.5 раза и составила 710 ± 26 на 1 мкм,[2] на клетку — 3 560 000 (против 1030 и 3 890 000 соответственно). Уменьшение концентрации рибосом в зрелых устьицах по мере дифференциации отмечено (по глазомерной оценке) и для другого крестоцветного — *Sinapis alba* (Landré, 1972). Частота свободных рибосом в мезофилле на единицу площади среза у резушки примерно такая же (650), как и в устьицах, но в пересчете на всю клетку — в 9 раз выше.

Вторым по объему компонентом цитоплазмы устьиц после цитозоля являются пластиды. Хотя их доля в клетке в 1.3 раза превышает суммарную долю, занимаемую ядром, митохондриями, пероксисомами, диктиосомами и липидными каплями, она в 1.5 раза ниже, чем доля хлоропластов в клетках мезофилла, в которых в соответствии с их специализацией объем хлоропластов в 4.8 раза выше такового цитозоля.

Как и у большинства других растений, пластиды замыкающих клеток резушки представлены специфическими хлоропластами, в которых по сравнению с другими типами клеток листа наиболее велика доля крахмальных зерен. По сравнению с протодермой объем пластид на клетку вырос всего в 8.7 раза (в значительной степени за счет крахмала), тогда как в мезофилле — почти в 680 раз. Однако в пересчете на единицу объема клеточного содержимого (без учета оболочки клетки и крахмала) разница окажется несущественной: в устьицах объем пластид увеличивается в 1.8 раза, в мезофилле — всего в 2.0.

Среднее число хлоропластов на замыкающую клетку (табл. 1) у *Arabidopsis thaliana* соответствует среднему числу (6.4), подсчитанному на живом материале у 53 видов трибы *Arabideae* (Butterfass, 1995). Оно несколько меньше, чем у *Vicia faba* (8) и *Commelina cyanea* (10) (Pearson, Milthorpe, 1974), для которых изучали число хлоропластов на клетку под световым микроскопом на полутонких серийных срезах фиксированных листьев. Отношение числа пластид мезофилла к числу их в устьицах в расчете на всю клетку у этих 3 видов будет соответственно 26 : 1, 7.2 : 1 и 4.1 : 1. Столь резкая разница между устьицами и мезофиллом у *Arabidopsis* связана с тем, что в первых число хлоропластов на клетку по сравнению с меристематической стадией не увеличивается, и после прекращения деления клетки репликация пластид в ней также прекращается, тогда как во втором после остановки на стадии растяжения клеток возобновляется, и именно в закончивших рост мезофилльных клетках образуются почти все хлоропласты. Увеличение объема пластид в зрелых устьицах по сравнению с меристемой объясняется исключительно увеличением их индивидуального объема (при преимущественном росте толщины по сравнению с диаметром).

В отличие от пластид, доля которых в общем объеме замыкающих клеток по сравнению с меристематической стадией несколько увеличилась, доля митохондрий (табл. 1) резко, почти в 3.5 раза, уменьшилась, как и в мезофилле (в 4.5 раза). При этом их величина и число на клетку в устьицах достоверно не изменились, тогда как в мезофилле число митохондрий на клетку возросло более чем в 8 раз одновременно с некоторым увеличением их индивидуального объема. Таким образом, в отличие от пластид митохондрии в процессе роста листа в устьицах не растут, но, подобно пластидам, репликация их блокируется после перехода клеток листа от деления к растяжению.

В литературе, как правило, на основании данных глазомерной оценки распространено мнение (Мирославов, 1971, 1974; Pallas, Mollenhauer, 1972; Васильев, Васильева, 1976; Allaway, Milthorpe, 1976; Sanchez, 1977; Galatis, Mitrakos, 1980; Couot-Gastelier, Louguet, 1992) о большой численности митохондрий в замыкающих клетках. Данные количественной оценки, полученные для *Arabidopsis thaliana*, это

ТАБЛИЦА 2

Площадь поверхности внутренних мембран хлоропластов и митохондрий замыкающих клеток, клеток мезофилла и абаксиальной эпидермы

Тип клеток	Площадь поверхности внутренних мембран, мкм^2		
	в 1 мкм^3 органеллы	в 1 органелле	во всей клетке
Хлоропласты			
Устьица	21.3±2.2	84	515
Мезофилл	53.7±1.8	1461	227860
Эпидерма	49.2±2.8	340	*
Митохондрии*			
Устьица	42.8±2.0	4	487
Мезофилл	28.4±1.5	5	2226

Примечание. * — для эпидермы не определяли.

мнение не подтверждают. Еще меньшее число митохондрий — 30(25—40) на замыкающую клетку указывается для *Commelina cyanea* — единственного растения, у которого оно определялось (Pearson, Milthorpe, 1974). Следует учесть, что у *Allium porrum* и *Vicia faba* подсчитывали (только в 5—6-кратной повторности) число митохондрий на срез клетки (Allaway, Setterfield, 1972). Оно действительно оказалось значительно выше — соответственно 50.8(36—68) и 22.6(7—49), чем у *Arabidopsis* (табл. 1), правда, повторность в последнем случае была выше (64-кратная). Отношение числа митохондрий к числу хлоропластов на замыкающую клетку в устьицах *Arabidopsis thaliana* составляет 12.8 : 1, тогда как у *Commelina cyanea* — 3 : 1 (Pearson, Milthorpe, 1974). Если брать отношение числа этих органелл на срезе клетки, как это сделано для 4 других видов, то у *Arabidopsis* оно (3.2 : 1) будет значительно меньшим, чем у 3 видов: *Helianthus annuus* — 4 : 1 (Sanchez, 1977), *Opuntia* sp. — 8 : 1 (Thomson, De Journett, 1970), *Allium porrum* — 9.6 : 1 (Allaway, Setterfield, 1972), и лишь немного меньшим, чем у *Vicia faba* — 3.6 : 1 (Allaway, Setterfield, 1972). Эти данные указывают на низкую по сравнению с другими исследованными видами насыщенность устьиц *Arabidopsis* митохондриями. Для сравнения данные по мезофиллу (в расчете числа на срезе клетки): *Arabidopsis* — 1.5 : 1, *Vicia* — 0.7 : 1, *Allium* — 0.9 : 1, *Populus deltoides* — 1.4 : 1 (Васильев, Муравник, 1997б).

Существенные различия между устьицами и другими типами клеток (мезофилла, основных клеток эпидермы) наблюдаются и в количественных признаках структуры хлоропластов и митохондрий. Так, хлоропласты замыкающих клеток устьиц помимо меньших размеров (табл. 1) отличаются от таковых мезофилла более выпуклой формой (отношение диаметра к толщине 1.9, 3.6 соответственно). Меньшая величина устьичных пластид по сравнению с мезофилльными отмечается и для других растений (Allaway, Milthorpe, 1976). Так, у *Commelina cyanea* объем 1 хлоропласта в замыкающих клетках составляет (по очень приблизительным, косвенным расчетам) 16.6 мкм^3, тогда как в мезофилле — 64.2, у *Vicia faba* — 12 и 32.7 соответственно (Pearson, Milthorpe, 1974). Хлоропласты устьиц у *Allium porrum* имеют линейные размеры 3.4 × 1.8 мкм, мезофилла — 5.4 × 2.7, *Vicia faba* — 3.9 × 2.8 и 6.1 × 2.4 соответственно (Allaway, Setterfield, 1972).

Известно (Pearson, Milthorpe, 1974; Weyers, Meidner, 1990; Zeiger, 1990), что хлоропласты устьиц способны к фотосинтезу, однако не столь активному, как хлоропласты мезофилла. У *Arabidopsis thaliana* они обладают довольно развитой системой фотосинтезирующих мембран (табл. 2 и 3; табл. II, *в*). Однако по площади

ТАБЛИЦА 3

Количественные показатели структуры хлоропластов замыкающих клеток устьиц (над чертой) и клеток мезофилла (под чертой)

Парциальный объем компонентов пластид, %		Число на срез и диаметр (мкм) компонентов пластид			Число и объем (мкм³) компонентов на пластиду			Число и объем (мкм³) компонентов пластид на клетку		
Оболочка	2.6±0.2 / 3.0±0.2	Граны	n	8.5±0.8 / 39.0±2.6	Граны	n	37 / 143	Граны	n	220 / 22308
Граны	6.2±0.8 / 18.8±0.7		d	0.38±0.01 / 0.39±0.01		v	0.5 / 6.2		v	3.1 / 965.6
Спаренные тилакоиды	2.6±0.3 / 1.4±0.2	Спаренные тилакоиды	n	7.3±0.6 / 9.2±0.8	Спаренные тилакоиды	n	18 / 49	Спаренные тилакоиды	n	290 / 7640
Одиночные тилакоиды	1.3±0.1 / 2.5±0.2		d	0.38±0.04 / 0.48±0.02		v	0.2 / 0.5		v	1.3 / 71.8
Периферический ретикулум	0.2±0.1 / 0.3±0.1	Одиночные тилакоиды	n	5.3±0.6 / 34.3±2.8	Одиночные тилакоиды	n	12 / 266	Одиночные тилакоиды	n	240 / 41500
Пластоглобулы	1.8±0.2 / 3.8±0.3		d	0.41±0.03 / 0.3±0.02		v	0.1 / 0.8		v	0.6 / 127.9
Крахмальные зерна	47.1±3.5 / 10.6±1.5	Крахмальные зерна	n	4.1±0.2 / 2.2±0.2	Крахмальные зерна	n	8 / 4	Крахмальные зерна	n	130 / 620
Строма	38.3±2.6 / 59.6±1		d	0.84±0.06 / 1.28±0.06 × 050.0±0.04 / 0.53±0.03		v	3.9 / 3.5		v	23.5 / 544.4
		Пластоглобулы	n	9.2±0.7 / 13.7±0.9	Пластоглобулы	n	156 / 134	Пластоглобулы	n	2430 / 20900
			d	0.11±0.01 / 0.21±0.01		v	0.1 / 1.2		v	0.9 / 195.0

Примечание. n — абсолютное число, d — диаметр, v — объем.

поверхности мембран как на единицу объема, так и в особенности на 1 пластиду и всю клетку устьичные хлоропласты резко (в 2.5, 17.4 и 442 раза соответственно) уступают хлоропластам хлоренхимы. Доля, занимаемая в них гранами, в 3 раза ниже, число их на пластиду и клетку соответственно в 3.9 и 10.1 раза ниже (табл. 3), однако по размеру (диаметру и высоте) гран, состоящих в среднем из 4.4 ± 0.1 тилакоида в устьицах против 5.3 в мезофилле, оба типа клеток очень близки. У *Vicia faba* число гран на срез хлоропласта в устьицах (в среднем 30) значительно выше и почти не отличается от такового в мезофилле (32), но сами граны мельче (соответственно из 3.9 и 8.5 тилакоидов), тогда как у *Allium porrum* устьичные хлоропласты значительно уступают мезофилльным по обоим этим показателям (Allaway, Setterfield, 1972).

Заметным компонентом мембранной системы устьичных хлоропластов, как и хлоропластов мезофилла, у *Arabidopsis thaliana* являются спаренные тилакоиды (табл. II, *в*), на 3-м месте находятся одиночные (или межгранные) тилакоиды (табл. 3). Периферический пластидный ретикулум в устьицах, как в мезофилле и основных клетках эпидермы, практически не развит, что отличает *Arabidopsis* от *Vicia faba* и *Allium porrum*, у которых он образует хорошо выраженную систему трубочек (Allaway, Setterfield, 1972; Pallas, Mollenhauer, 1972).

У устьичных хлоропластов ярко выражена крахмалонакопительная функция (отсутствующая в меристеме и материнских клетках устьиц): крахмал занимает в них почти половину объема (табл. II, *в*). Хотя размер, парциальный и абсолютный объем на пластиду крахмальных зерен в устьицах максимальный среди других типов клеток листа, основное количество крахмала синтезируется не в них, а в мезофилле (табл. 3), в котором в расчете на клетку его содержится в 23 раза больше. Как и в мезофилле, в ходе роста листа число и парциальный объем пластоглобул устьиц увеличиваются. При этом в закончивших рост листьях доля, занимаемая глобулами в мезофилльных хлоропластах, и их величина значительно выше, чем в пластидах устьиц, число же в расчете на пластиду приблизительно одинаково. По литературным данным (Allaway, Setterfield, 1972), у *Allium porrum* на срез одного хлоропласта замыкающих клеток встречаются 15 пластоглобул диаметром 0.08 мкм по сравнению с 20 глобулами диаметром 0.06 мкм в хлоропластах мезофилла, у *Vicia faba* — соответственно 13 шт. по 0.07 мкм и 14 по 0.09, т. е. частота встречаемости глобул в пластидах обоих типов клеток у этих видов выше, чем у *Arabidopsis thaliana* (табл. 1); но если у первых двух величина пластоглобул в устьицах и мезофилле практически не различается, то у последнего в мезофилле они почти в 2 раза крупнее.

Пластиды основных клеток эпидермы — типичные хлоропласты линзовидной формы с хорошо развитой тилакоидной системой. По величине (средние диаметр 4.2 ± 0.3 мкм, высота 0.9 ± 0.03 мкм, объем 6.9 мкм^3) они уступают не только пластидам мезофилла, но и устьиц (табл. 1). Однако площадь поверхности их тилакоидных мембран, включающих хорошо развитые граны, в расчете на 1 мкм^3 их внутреннего объема в 2.3 раза выше по сравнению с таковой устьичных пластид и лишь ненамного ниже, чем в хлоропластах палисадного мезофилла (табл. 2). Эта разница в пользу последних оказывается значительно (в 4.3 раза) выше, если пересчитать мембраны на пластиду, поскольку в мезофилле объем 1 хлоропласта во много раз больше. Спецификой эпидермальных хлоропластов является обычное отсутствие в них крахмала, однако по величине и частоте встречаемости пластоглобул они сходны с хлоропластами мезофилла.

Спецификой митохондрий замыкающих клеток устьиц является их ортодоксальная конфигурация (табл. III, *а*) по сравнению с конденсированной конфигурацией, характерной для митохондрий мезофилла и эпидермы (табл. III, *б*), а также более развитая система крист (табл. 2), что, по глазомерной оценке, отмечено и для других растений (Мирославов, 1972, 1974; Sanchez, 1977). В пересчете на 1 мкм^3 органеллы поверхностная площадь внутренних митохондриальных мембран даже несколько выше, чем таковая тилакоидов хлоропластов. Если пересчитать площадь митохондриальных мембран на клетку, то в мезофилле она окажется в 4.6 раза больше, чем в устьицах (табл. 2). Митохондриальные кристы устьиц частые, длинные, узкие, пра-

вильные (саблевидно изогнутые) (табл. III, *а*), тогда как в мезофилле и эпидерме они расширенные, неправильные. Плотность матрикса в замыкающих клетках такая же, как и строма пластид, в мезофилле — значительно выше. Как и в мезофилле зрелых листьев, ДНК-зоны, характерные для пластид и митохондрий меристематических клеток, в этих органеллах устьиц не выявляются.

Заметным компонентом замыкающих клеток устьиц *Arabidopsis thaliana* являются пероксисомы, имеющие эллипсоидальную форму и тонкогранулярный гомогенный матрикс (табл. III, *в*). По сравнению с протодермой меристематических клеток их парциальный объем значительно (в 5 раз) возрос, еще сильнее (в 18 раз) — абсолютный объем на клетку (табл. 1). При этом увеличились как индивидуальный объем (в 2.5 раза), так и число на клетку (в 4.4 раза) органелл. Последнее резко отличает пероксисомы от пластид и митохондрий, репликация которых, как уже говорилось, после завершения стадии деления блокируется. Тем не менее и в устьицах закончивших рост листьев общий объем и число пероксисом остаются более чем в 10 раз меньше, чем таковые митохондрий. Если сравнить устьица *Arabidopsis thaliana* с мезофиллом по количественным показателям пероксисом, то окажется, что первые значительно уступают второму (по парциальному объему — в 6.5 раза, абсолютному объему на клетку — в 637, индивидуальному объему — в 8.7, числу на клетку — в 1.9). Соответственно и динамика количественных признаков пероксисом в устьицах не идет ни в какое сравнение с динамикой пероксисом в мезофилльных клетках, в которых по сравнению с апикальной меристемой их число увеличилось в 25 раз, парциальный объем — в 43.3, абсолютный объем — почти в 16 000 раз.

Информация о встречаемости пероксисом в замыкающих клетках противоречива. По данным W. Allaway и G. Setterfield (1972), у *Vicia faba* они не были обнаружены ни на одном из 5 проанализированных парадермальных срезов замыкающих клеток, у *Allium porrum* пероксисомы встретились лишь на 2 из 6 срезов (т. е. значительно реже, чем у *Arabidopsis thaliana*, у которого в среднем они попадались на 47 срезах клеток из 64; табл. 1). В замыкающих клетках у *Phaseolus* (Whatley, 1972), *Tradescantia* (Couot-Gastelier, Louguet, 1992) и *Helianthus* (Sanchez, 1977) их также не удалось выявить, но они были идентифицированы у *Opuntia* (Thomson, De Journet, 1970), *Naraxacum* (Мирославов, 1974), *Pisum* (Singh, Srivastava, 1973) и *Nicotiana* (Pallas, Mollenhauer, 1972). Весьма характерны пероксисомы для устьиц голосеменных (Васильев, Васильева, 1976). О функции органелл в замыкающих клетках пока ничего не известно. У *Arabidopsis thaliana* в отличие от мезофилльных пероксисом они часто контактируют с митохондриями, но не с хлоропластами, что делает их участие в фотодыхании маловероятным, да и само фотодыхание тоже.

По величине и структуре ядра замыкающие клетки не отличаются от клеток мезофилла. Доля, занимаемая в устьичных клетках ядром, в 2 раза выше, чем доля митохондрий, но в 2 раза ниже, чем доля пластид (табл. 1). Объем ядра и ядрышка по сравнению с меристематической стадией заметно сократился, что было характерно и для мезофилла *Populus deltoides* (Васильев, 1989).

Эндоплазматический ретикулум в замыкающих клетках *Arabidopsis thaliana* представлен главным образом трубчатой агранулярной формой, гранулярная форма его слабо развита — одиночные редкие и короткие цистерны. Парциальный объем обеих форм по отношению к цитозолю составляет в среднем около 11 %. Ретикулярные трубочки (табл. II, *г*, стрелки) в основном располагаются параллельно плазмалемме и очень близко к ней — так называемый кортикальный эндоплазматический ретикулум (Hepler et al., 1990), описанный, в частности, в растущих клетках ризодермы *Arabidopsis thaliana* (Ridge et al., 1999). Средняя площадь поверхности мембран агранулярного ретикулума составляет 4.3 ± 0.5 мкм^2 в 1 мкм^3 цитозоля, что в несколько раз меньше, чем площадь поверхности внутренних мембран хлоропластов и митохондрий замыкающих клеток (табл. 2), и почти в 4 раза меньше, чем площадь мембран агранулярного эндоплазматического ретикулума в продуцирующих терпены эпителиальных клетках секреторных ходов *Rhus toxicodendron*, в которых этот тип ретикулума является преобладающим компонентом (Vassilyev, 2000). Кортикальный

ретикулум был обнаружен в молодых замыкающих клетках устьиц *Vicia faba* и *Allium cepa* в тех местах, где происходило утолщение клеточной оболочки (Hepler et al., 1990). Агранулярный ЭР характерен также для замыкающих клеток зрелых устьиц *Bryophyllum daigremontianum* (Мирославов, 1974). Функции кортикального ретикулума пока не выяснены. Предполагают (Hepler et al., 1990), что он переносит «сигналы», принятые плазмалеммой, в глубь клетки и/или участвует в регуляции поступления катионов в клетку, т. е. выполняет функции, характерные для устьиц. В то же время у *Phaseolus vulgaris* (Whatley, 1972) и *Tradescantia virginiana* (Couot-Gastelier, Louguet, 1992) обилен гранулярный эндоплазматический ретикулум. И наконец, слабо развит (по глазомерной оценке) и представлен только гранулярной формой эндоплазматический ретикулум в устьицах исследованных видов голосеменных (Васильев, Васильева, 1976), а также *Allium porrum* и *Nicotiana tabacum* (Мирославов, 1971; Allaway, Setterfield, 1972; Pallas, Mollenhauer, 1972).

По числу диктиосом на клетку (табл. 1) устьица резушки близки к меристеме (10) и значительно уступают мезофиллу (50). Для сравнения клетки мезофилла закончившего рост листа тополя содержат в среднем 5 диктиосом (Васильев, Муравник, 1997б), а клетки эпидермы прекратившего удлинение гипокотиля огурца — 632 (Jackson, Hall, 1993). Если же рассчитать частоту встречаемости диктиосом в 100 мкм^3 цитоплазмы, то соотношение будет другим: устьица — 8.8, меристема — 10, мезофилл резушки — 0.4, тополя — 0.6, гипокотиль — 5.8. Диктиосомы характеризуются небольшим числом (5.3 ± 0.5) и малым диаметром слагающих их цистерн (табл. 1). Последний признак является специфической особенностью этого растения, очевидно характерной для всех его тканей. В диктиосомах (табл. III, *д*) 1—2 цис-цистерны несколько расширены и сильно перфорированы «окнами», 2 медианные цистерны обычно не перфорированы, 2 трансцистерны самые узкие, перфорированные, из них наружная цистерна может загибаться в сторону и переходить в транс-Гольджи ретикулум. Края цис- и трансцистерн, а также транс-Гольджи ретикулума пузыревидно вздуты и на срезах имеют вид изолированных структур. От краев вздутий транс-цистерны и ТГР отчленяются окаймленные пузырьки, диаметр которых (с окаймлением) составляет в среднем 0.066 ± 0.001 мкм. Кроме окаймленных пузырьков встречаются еще и мелкие гладкие пузырьки 0.039 ± 0.002 мкм в диаметре, очевидно бывшие окаймленные пузырьки, утратившие окаймление. Более крупные гранулярно-фибриллярные пузырьки, характерные для растущих клеток, отсутствуют. Плотность распределения пузырьков (включая расположенные как у диктиосом, так и вне их) высокая, она составляет: окаймленных 0.07 ± 0.01 и гладких 0.14 ± 0.04 на 1 мкм^2 среза цитозоля, или 1.1 и 3.6 в 1 мкм^3 цитозоля, или соответственно 110 и 361 на клетку. По сравнению с клетками апикальной меристемы и материнскими клетками устьиц изменения диктиосом состоят в том, что на этих стадиях все их цистерны были сплошными, лишенными довольно широкой каймы из пузыревидных вздутий и «окон», транс-цистерны продуцировали фибриллярные пузырьки. В целом структура аппарата Гольджи зрелых замыкающих клеток мало отличается от таковой клеток мезофилла. Основная (если не единственная) его функция в обоих типах клеток, скорее всего, лизосомная, при этом окаймленные пузырьки содержат кислые гидролазы и играют роль первичных лизосом.

Из других исследованных до сих пор растений многочисленные (по глазомерной оценке) диктиосомы отмечены для устьиц *Phaseolus* (Whatley, 1972), *Helainthus* (Sanchez, 1977), *Vigna* (Galatis, Mitrakos, 1980), редкие неактивные диктиосомы характерны для устьиц голосеменных (Васильев, Васильева, 1977), *Allium* и *Vicia* (Allaway, Setterfield, 1972). Окаймленные пузырьки были обнаружены в замыкающих клетках устьиц *Phaseolus* и *Allium* (Мирославов, 1974). Играет ли какую-либо специфическую роль аппарат Гольджи в функционировании устьиц, пока не известно.

В замыкающих клетках устьиц *Arabidopsis thaliana* число хлоропластов, митохондрий, пероксисом и диктиосом находится в пропорции 1 : 13 : 1.5 : 2.3, тогда как в клетках палисадного мезофилла пропорция другая — 1 : 3 : 0.3 : 0.2, т. е. в устьицах

на 1 хлоропласт приходится в 4 раза больше митохондрий, в 5 — пероксисом и в 12 раз больше диктиосом, чем в мезофилле.

Таким образом, проведенное исследование позволило выявить специфику количественных признаков структуры устьиц в сравнении с мезофиллом: меньший объем клеток, меньший «удельный вес» пластид, пероксисом и вакуолей, но значительно (в несколько раз) больший — цитозоля и диктиосом; бо́льшая протяженность внутренних мембран митохондрий и меньшая — пластид; иные пропорции числа органелл и иные закономерности дифференциации: блокирование репликации пластид и митохондрий после завершения стадии клеточных делений.

Благодарности

Приношу благодарность Н. К. Котеевой за помощь и ценные советы. Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49612).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Изменения структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. 1989. Т. 31. № 1. С. 15—22.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 1. Апикальная меристема и листовые примордии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 283—290.

Васильев А. Е., Васильева Г. В. Ультраструктура устьичного аппарата голосеменных (в связи с проблемой устьичных движений) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 449—465.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*). 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 2. Палисадный мезофилл // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 1—14.

Мирославов Е. А. Субмикроскопическая организация замыкающих клеток устьиц (к проблеме механизма устьичных движений) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 485—492.

Мирославов Е. А. Субмикроскопическая организация замыкающих клеток открытых и закрытых устьиц // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 4. С. 939—941.

Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Allaway W. G., Milthorpe F. L. Structure and functioning of stomata // Water deficit and plant growth / Ed. by T. T. Kozlowski. New York etc., 1976. Vol. IV. P. 57—102.

Allaway W. G., Setterfield G. Ultrastructural observations on guard cells of *Vicia faba* and *Allium porrum* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 6. P. 1405—1413.

Butterfass T. Reproduction and continuity of chloroplasts in spermatophytes // Bot. Rev. 1995. Vol. 61. N 1. P. 1—27.

Couot-Gastelier J., Laffray D., Louguet P. Etude comparée de l'ultrastructure des stomates ouverts et fermés chez *Tradescantia virginiana* // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 9. P. 1505—1512.

Couot-Gastelier J., Louguet P. Effet de la colchicine sur les mouvements des stomates et l'ultrastructure des cellules stomatiques de *Tradescantia virginiana* // Bull. Soc. Bot. France. 1992. T. 139. N 4/5. P. 345—356.

Crooks K., Coleman J., Hawes C. The turnover of cell surface proteins of carrot protoplasts // Planta. 1999. Vol. 208. N 1. P. 46—58.

Faraday C., Thomson W. W., Platt-Aloia K. Comparative ultrastructure of guard cells of C_3, C_4 and CAM plants // Crassulacean acid metabolism / Ed. by I. P. Ting, M. Gibbs. Rockville, 1982. P. 18—30.

Galatis B., Mitrakos K. The ultrastructural cytology of the differentiating guard cells of *Vigna sinensis* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 8. P. 1243—1261.

Heide-Jørgensen H. S. Cuticle development and ultrastructure: evidence for a procuticle of high osmium affinity // Planta. 1991. Vol. 183. N 4. P. 511—519.

Hepler P. K., Palevitz B. A., Lancelle S. A., McCauley M. M., Lichtscheidl I. Cortical endoplasmic reticulum in plants // J. Cell Sci. 1990. Vol. 96. Pt 3. P. 355—373.

Jackson C. K., Hall J. L. A fine structural analysis of auxin-induced elongation of cucumber hypocotyls, and the effects of calcium antagonists and ionophores // Ann. Bot. 1993. Vol. 72. N 3. P. 193—204.

Kaufman P. B., Petering L. B., Yocum C. S., Baic D. Ultrastructural studies on stomata development in internodes of *Avena sativa* // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 1. P. 33—49.

Landré P. Origine et développement des épidermes cotylédonaires et foliaires de la Moutarde (*Sinapis alba*). Différenciation ultrastructurale des stomates // Ann. Sci. Natur. Bot. 1972. Ser. 12. T. 13. N 3. P. 247—322.

Lascéve G., Leymarie J., Vavasseur A. Alterations in light-induced stomatal opening in a starch-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana* deficient in chloroplast phosphoglucomutase activity // Plant. Cell & Envir. 1997. Vol. 20. Pt 3. P. 350—358.

Louguet P., Coudret A., Couot-Gastelier J., Lascéve G. Structure and ultrastructure of stomata // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1990. Bd 186. H. 5/6. P. 273—287.

Low P. S., Chandra S. Endocytosis in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. Pl. Mol. Biol. 1994. Vol. 45. P. 609—631.

Meidner H., Mansfield T. A. Physiology of stomata. McGraw-Hill, New York etc., 1968. 179 p.

Pallas J. E., Mollenhauer H. H. Physiological implications of *Vicia faba* and *Nicotiana tabacum* guard-cell ultrastructure // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 5. P. 504—514.

Pearson C. J., Milthorpe F. L. Structure, carbon dioxide fixation and metabolism of stomata // Austral. J. Plant Physiol. 1974. Vol. 1. N 2. P. 221—236.

Ridge R. W., Uozumi Y., Plazinski J., Hurley U. A., Williamson R. E. Developmental transition and dynamics of the cortical ER of *Arabidopsis* cells seen with green fluorescent protein // Plant & Cell Physiol. 1999. Vol. 40. N 12. P. 1253—1261.

Sanchez S. M. The fine structure of the guard cells of *Helianthus annuus* // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 7. P. 814—824.

Singh A. P., Srivastava L. M. The fine structure of pea stomata // Protoplasma. 1973. Vol. 76. N 1. P. 61—82.

Talbott L. D., Zeiger E. Central roles for potassium and sucrose in guard cell osmoregulation // Plant Physiol. 1996. Vol. 111. N 4. P. 1051—1057.

Thomson W. W., De Journett R. Studies on the ultrastructure of the guard cells of *Opuntia* // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 3. P. 309—316.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Intern. J. Plant Sci. 2000. Vol. 160. N 4. P. 787—806.

Weyers J. D. B., Meidner H. Methods in stomatal research. Longman; Harlow, 1990. 233 p.

Whatley J. M. The ultrastructure of guard cells of *Phaseolus vulgaris* // New Phytol. 1972. Vol. 71. N 1. P. 175—179.

Wille A. C., Lucas W. J. Ultrastructural and histochemical studies on guard cells // Planta. 1984. Vol. 160. N 2. P. 129—142.

Zeiger E. Light perception in guard cells // Plant, Cell & Environ. 1990. Vol. 13. N 7. P. 739—747.

Zhao L., Sack F. D. Ultrastructure of stomatal development in *Arabidopsis* (*Brassicaceae*) leaves // Amer. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 7. P. 929—939.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 2000

SUMMARY

A detailed comparative analysis of quantitative ultrastructural parameters of stomatal guard cells and their organelles as compared with those of apical meristem (Vassilyev, 2000) and mesophyll (Vassilyev, Muravnik, 2001) is made. It is established that the guard cells are highly vacuolated and poor in organelles. In contrast with the mesophyll, the number of plastids and mitochondria in guard cells remains the same as in apical meristem cells throughout leaf growth. The plastids increase in size but to a much lesser extent than the mesophyll chloroplasts and they do not become dominant cytoplasmic component. Their thylakoid system is much less developped than in mesophyll chloroplasts but they are richer in starch. Mitochondria whose size remains fairly constant contain more cristae than the mesophyll organelles. Peroxisomes grow in size and number but to a much lesser extent than in mesophyll. Fully mature guard cells contain cortical agranular endoplasmic reticulum and microtubules. On average, there are 6 chloroplasts, 77 mitochondria, 9 peroxisomes and 14 dictyosomes per guard cell.

УДК 581.9 (571.511)

© И. Н. Поспелов, Е. Б. Поспелова

ПОВТОРНАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ФЛОРЫ НИЗОВИЙ РЕКИ БИКАДЫ (ЯМУ-НЕРУ, ТАЙМЫР) ЧЕРЕЗ 70 ЛЕТ

I. N. POSPELOV, E. B. POSPELOVA. A NEW REVISION OF BIKADA (YAMU-NERU) RIVER VASCULAR FLORA AFTER 70 YEARS

Проведена детальная ревизия (повторная инвентаризация) одной из изученных арктических конкретных флор — низовий р. Яму-Неру, ныне Бикада (Толмачев, 1932, 1935), спустя 70 лет после первого обследования. Дан сравнительный анализ изменения видового богатства, таксономической, географической и эколого-ценотической структуры флоры, а также изменения в характере распространения большинства видов сосудистых растений. За прошедшее время богатство увеличилось как минимум на 13 % в основном за счет видов более южного склада. Наиболее вероятные причины — активное естественное расселение видов на фоне относительного потепления климата за последние 70 лет.

Ключевые слова: Таймыр, р. Бикада, локальная флора, мониторинг.

Одним из существенных аспектов мониторинга биоразнообразия является долгосрочная ревизия (повторная инвентаризация) локальных флор — ЛФ (Юрцев, 1997а,б). Существующие методические разработки для проведения подобного мониторинга базируются на создании сети опорных ЛФ, при этом большая роль отводится заповедным территориям, где возможно проследить тенденции естественных долгосрочных изменений флоры под воздействием как глобальных факторов изменения среды (например, климата), так и естественных сукцессионных и флюктуационных процессов. Однако пока не совсем ясно, через какие периоды должна происходить ревизия ненарушенных ЛФ. Опыт подобных исследований пока весьма ограничен, они проводились в лесной зоне с интервалом более 30 лет (Иванова, 1995), в лесостепи с интервалом 25 лет (Нешатаев, 1995). Зарегистрированные авторами изменения ЛФ связаны в основном с антропогенным нарушением территории, а также (в лесостепи) с роющей деятельностью животных. Для Таймырского сектора Российской Арктики пока такие исследования отсутствуют, хотя накопленный для мониторинга потенциал достаточно велик. Правда, некоторые участки (окрестности Диксона, о-в Сибирякова, мыс Стерлегова) были обследованы в разные годы разными опытными флористами, но по результатам повторных обследований не делалось каких-либо выводов относительно динамики флористического состава и ее причин; речь шла только о констатации фактов изменений списков в основном за счет дополнений. Для тундровой зоны Таймыра к настоящему времени опубликованы аннотированные в разной степени списки более 40 ЛФ, однако подавляющее большинство их исследовалось в сравнительно недавнее время, в 1960—1980-х гг., т. е. 20—35 лет назад. Логично было бы предположить, что в условиях практически ненарушенной среды Арктики изменения в составе ЛФ должны протекать медленнее, чем в более освоенных и климатически благоприятных районах таежной и степной зон, но, как оказалось и будет показано дальше, это не совсем так.

К числу достаточно «старых» таймырских ЛФ, безусловно, следует отнести одну из первых описанных арктических ЛФ — флору низовий р. Яму-Неру (ныне — Бикада), исследованной А. И. Толмачевым в 1928 г., т. е. 71 год назад. Собственно, на примере этой флоры (и расположенной в 100 км к западу флоры низовий

р. Яму-Тарида) и был впервые обоснован и применен метод конкретных флор, получивший к настоящему времени глубокое развитие и широкое применение в российской флористике.

В 1998 и 1999 гг. нами проведена повторная инвентаризация этой ЛФ, т. е. вновь обследована флора территории, описанная А. И. Толмачевым в его классической работе «Флора центральной части Восточного Таймыра» (1932а,б). Эта ЛФ отвечает большинству требований, предъявляемых для мониторинговых исследований и изложенных в методических рекомендациях (Юрцев, 1997а):

— она вполне репрезентативна для северной полосы типичных тундр восточной части Таймыра и относится к одному виду ландшафта — моренных гряд, т. е. является по сути конкретной флорой (КФ), как мы ее и будем называть в последующем тексте;

— на территории имеются реликтовые популяции ряда видов, изолированных от основного горного ареала;

— в какой-то мере территорию можно считать экотоном между горами Бырранга и Северо-Сибирской низменностью, так как здесь граница между горами и равниной расплывчата и горные анклавы Титкоунетти и Киряка-Тас более чем на 50 км выходят на равнину;

— полнота обследования флоры А. И. Толмачевым на время его работ вряд ли подлежит сомнению, как и квалификация исследователя; только некоторые редкие виды могли быть им пропущены;

— имеющийся список прекрасно аннотирован вплоть до географических привязок точек сборов; дана характеристика обилия и встречаемости практически для каждого вида, что позволяет довольно точно привязать местонахождения отдельных популяций.

В задачу работы входило как собственно проведение повторной инвентаризации, так и дальнейшая отработка методики подобных исследований на конкретном примере КФ, ревизия которой проводилась с учетом общедоступных литературных данных — самой работы А. И. Толмачева, а также анализа карт ареалов, приведенных им же в ранних томах «Арктической флоры СССР».

Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995) и по Арктической флоре СССР; сравнение названий, употреблявшихся в работе А. И. Толмачева, с современными приведено в табл. 1.

Физико-географическое описание территории

В настоящее время исследованный А. И. Толмачевым район находится в охранной зоне «Бикада» государственного биосферного заповедника «Таймырский». В 10 км вверх по течению Бикады расположен одноименный стационар, где в 1974 г. был проведен выпуск североамериканских овцебыков. Весь обследованный нами ключевой участок значительно больше и захватывает территории 2 ландшафтов — холмисто-увалистой гляциальной равнины и озерно-аллювиальной депрессии рек Бикады, Холидье-Тари, Ньнькараку-Тари и Малахай-Тари в районе их слияния, также охвачен работами участок дельты Бикады. Конкретная территория работ А. И. Толмачева находится целиком в пределах первого ландшафта, за исключением крайней западной из достоверно установленных точек сборов, которая относится к ландшафту дельтовой равнины Бикады. Именно А. И. Толмачев первым предложил гляциалистическую концепцию развития этого района Таймыра, впоследствии развитую другими исследователями от Н. Н. Урванцева до наших дней. Согласно районированию ледниковых морфоскульптур (Антропоген Таймыра, 1982), здесь фактически сливаются 2 моренные гряды, пересекающие с запада на восток весь Таймыр — Байкуранерская и Северококорская. Первичный генезис равнины, безусловно, ледниковый, но время образовавшего ее оледенения не бесспорно, как и роль последующих морских трансгрессий. Она, по-видимому, весьма значительна, на что указывает повсеместное распространение в районе морских террас со специфическим химическим (обызвест-

ТАБЛИЦА 1

Наиболее существенные номенклатурные изменения в списках конкретной флоры Яму-Неру 1999 и 1932—1935 гг.

Современное название, употребляющееся в тексте статьи (Черепанов, 1995; Арктическая флора СССР)	Название, употребляющееся в списке А. И. Толмачева
Calamagrostis holmii Lange	*C. neglecta* (Ehrh.) P. B. var. *borealis* Laest.
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	*D. borealis* (Trautv.) Roshev. var. *glacialis* Roshev.
D. brevifolia R. Br.	*D. arctica* Spreng.?
D. glauca C. Hartm.	*D. arctica* Spreng.?
Trisetum litorale (Rupr. ex Roshev.) A. Khokhr.	*T. sibiricum* Rupr. var. *litoralis* Rupr.
Poa paucispicula Scribn. et Merr.	*P. taimyrensis* Roshev.
P. pseudoabbreviata Roshev.	*P. subabbreviata* Roshev.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	*Colpodium fulvum* (Trin.) Grisb.
Phippsia (Trin.) R. Br.	*Catabrosa* Beauv.
Festuca brachyphylla Schult. et Schult.	*F. brevifolia* R. Br.
F. richardsonii Hook.	*F. rubra* L. var. *arenaria*
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick	*F. brevifolia* R. Br. var. *vivipara* Roshev.
Bromopsis taimyrensis (Roshev.) Peschkova	*Bromus sibiricus* Drob. var. *taimyrensis* Roshev.
Elymus vassiljevii Czern.	*Agropyrum violaceum* (Horn.) R. et S.
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	*Elymus villosissimus* Scribn.
Eriophorum medium Anderss.	*E. chamissonis* Anderss.
Kobresia myosuroides (Vill.) Friori	*Elyna bellardii* (All.) Koch.
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	*C. rigida inferalpina* (Laest.) Gorodk.
C. concolor R. Br.	*C. aquatilis stans* (Drei.)
C. lachenalii Schkur	*C. lagopina* Wahlb.
Salix nummularia Anderss.	*S. rotundifolia* Trautv.
S. pulchra Cham.	*S. taimyrensis* Trautv.
Bistorta elliptica (Willd. ex Spreng.) Kom.	*Polygonum bistorta* L.
B. vivipara (L.) S. F. Gray	*P. viviparum* L.
Aconogonon ochreatum (L.) Hara var. *laxmannii* (Lepech.) Tzvel.	*P. laxmannii* Lepech.
Silene paucifolia Ledeb.	*S. chamarensis* Turcz. var. *ruprechtiana* (Trautv.) A. Tolm.
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	*Melandryum apetalum* (L.) Fenzl.
G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Love	*M. affine* Vahl.
G. taimyrensis (Tolm.) Czern.	*M. taimyrense* A. Tolm.
Lychnis villosula (Trautv.) Gorschk.	*L. sibirica* L. subsp. *villosula* (Trautv.) Tolm.
Ranunculus propinquus C. A. Mey.	*R. borealis* Trautv.
Papaver polare (Tolm.) Perf.	*P. radicatum polare* A. Tolm.
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	*Sisymbrium sophioides* Fisch.
Achoriphragma nudicaule (L.) Soják	*Parrya nudicaulis* (L.) Rgl.
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	*A. sibiricum* Willd.
Draba pauciflora R. Br.	*D. adamsii* Led.
Rhodiola rosea L.	*Sedum roseum* (L.) Scop.
Saxifraga foliolosa R. Br.	*S. comosa* Retz.
S. glutinosa Sipl.	*S. serpyllifolia* Pursh
S. hyperborea R. Br.	*S. rivularis* L.
S. nelsoniana D. Don.	*S. punctata* L.
S. platysepala (Trautv.) Tolm. + *S. setigera* Pursh	*S. flagellaris* Willd. ex Sternb.
S. spinulosa Adams	*S. bronchialis* L.
Chrysosplenium sibiricum (Ser.) Charkev.	*Ch. alternifolium* L.
Comarum palustre L.	*Potentilla palustris* (L.) Scop.
Potentilla hyparctica Malte	*P. emarginata* Pursh
Novosieversia glacialis (Adams) H. Bolle	*Sieversia glacialis* R. Br.

Современное название, употребляющееся в тексте статьи (Черепанов, 1995; Арктическая флора СССР)	Название, употребляющееся в списке А. И. Толмачева
Dryas punctata Juz.	*D. octopetala* L.
Astragalus alpinus subsp. *arcticus* Boriss. et Schischk.	*A. alpinus* L.
A. tolmaczevii Jurtz.	*A. aboriginorum* Rich.
Oxytropis karga Saposhn. ex Polozh. (syn.: *O. arctica* R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz.)	*O. arctica* R. Br.
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	*E. arcticum* Sam.
E. palustre L.	*E. tundrarum* Sam.
Pyrola grandiflora Radius	*P. rotundifolia* L. var. *grandiflora* Rad.
Vaccinium minus (Lodd.) Worosch.	*V. vitis-idaea pumilum* Horn.
Armeria scabra Pall. ex Schult.	*A. sibirica* Turcz.
Polemonium boreale Adams	*P. lanatum boreale* (Adams) Brand.
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk.	*M. alpestris asiatica* Vest.
Lagotis minor (Willd.) Standl.	*L. stelleri* (Cham. et Schl.)
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.	*P. sudetica* Willd. s. l.
P. dasyantha Hadač	*P. lanata* Willd.
Erigeron eriocephalus J. Vahl	*E. uniflorus eriocephalus* Vahl
Antennaria lanata (Hook.) Greene	*A. carpatica* (Wahlb.) R. Br.
Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel.	*Chrysanthemum sibiricum* DC.
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	*Matricaria grandiflora* (Hook.) A. Tolm
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	*Chrysanthemum bipinnatum* L.
Artemisia arctisibirica Korobkov	*A. arctica* Less.
A. furcata Bieb.	*A. trifurcata* Steph.
Petasites frigidus (L.) Fries	*Nardosmia frigida* (L.) Hook.
Endocellion sibiricum (J. F. Gmel.) Toman	*N. gmelini* DC.
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	*A. angustifolia* Vahl.
Tephroseris atropurpurea (Ledeb.) Holub	*Senecio frigidus* (Rich.) Less.
T. heterophylla (Fisch.) Konechn.	*S. resedifolius* Less.
T. palustris (L.) Reichenb.	*S. congestus* (R. Br.) DC.
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	*Saussurea ledebourii* Herd.

кованность) и механическим (галька средней окатанности) составом, приуроченных к уровням 50—60 и 120 м над ур. м.; а также солоноватых выходов морских глин, приуроченных к тем же высотным уровням и вскрытых в одной из термокарстовых воронок классических пластовых льдов. Безусловно, эти трансгрессии должны были оказать влияние и на развитие флоры района в среднем и верхнем плейстоцене.

Территория относится к подзоне типичных (северных гипоарктических) тундр, растительность представлена их северным вариантом. На плакорах развиты дриадово-осоково-моховые, в основном пятнистые тундры, на склонах в связи с проявлением линейного термокарста обычны деллевые комплексы с полосчатой структурой, здесь возрастает роль кустарников — в основном ив ползучей и красивой (*Salix reptans*, *S. pulchra*), высотой местами до 30—40 см. В депрессиях на водоразделах, а также на речных террасах широко распространены массивы полигональных болот, представленных разными стадиями развития, здесь кустарники также довольно обильны, особенно в долинах, где значительно повышается активность *Betula nana*. Луговая и кустарниковая растительность развита в поймах рек и ручьев, а также на склонах высоких речных берегов (яров) и бугров-байджарахов. Береговые склоны местами подвержены сильной термоэрозии, поверхности свежих оползней и бортов оврагов зарастают специфическими эрозиофильными видами, слагающими группировки довольно устойчивого состава. В целом растительность довольно полно описана в

цитированной работе А. И. Толмачева, а также в некоторых других статьях (Поспелова, 1989; Рапота, 1981, и др.).

Локальная флора всего обследованного в 1999 г. участка (площадью около 300 км²) в целом включает 276 видов и подвидов сосудистых растений (считая только собранные нами, без отмеченных в списках В. В. Рапоты (1981) и Ю. П. Кожевникова (1982), но не подтвержденных новыми сборами 5 видов, а также единственного вида, собранного А. И. Толмачевым, но не обнаруженного ни нами, ни другими исследователями, — *Poa paucispicula*). Она состоит из 2 КФ — озерно-аллювиальной депрессии (245 видов) и гляциальной равнины (249 видов), из последних на участке сборов 1928 г. отмечено 227. Сходство между обеими КФ высокое (коэффициент Съёренсена-Чекановского — 86.1 %), что подчеркивает их территориальную близость, а также наличие постоянного взаимного обмена в основном по речным долинам. Не вдаваясь в подробный анализ изученных нами парциальных флор (ПФ), отметим, что наиболее богаты ПФ береговых яров, песчаных террас и долин ручьев, к наиболее бедным следует отнести ПФ болотных комплексов и деллевых склонов. Только для КФ гляциальной равнины характерны виды глинистых оползней (*Puccinellia* sp. sp., *Braya purpurascens*, *Taraxacum platylepium*) и щебнистых выходов (*Poa pseudoabbreviata*, *Draba macrocarpa*, *Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum*), только для КФ озерно-аллювиальной депрессии — некоторые болотные виды (*Eriophorum brachyantherum*, *Ranunculus pallasii*, *Myriophyllum sibiricum*) и псаммофиты речных террас (*Oxytropis adamsiana*, *Kobresia sibirica*, *Arctous alpina*, *Thymus extremus*).

Материал и методы

Нельзя сказать, что после А. И. Толмачева этот район не посещался ботаниками. С момента организации стационара (1974 г.) на территории работали Р. П. Щелкунова, В. В. Рапота, Ю. П. Кожевников, М. В. Соколова, Е. Б. Поспелова. Однако не у всех в задачу входили флористические исследования; кроме того, исследования флоры и растительности в основном проводились к северу и востоку от стационара, где находится озерно-аллювиальная депрессия рек Бикады и Холидье-тари, а также в предгорьях и межгорных котловинах гор Бырранга (Кожевников, 1982; Рапота, Кожевников, 1981); флоры этих участков богаче и значительно отличаются по составу. Список В. В. Рапоты (1981), составленный для довольно большой территории, к сожалению, не аннотирован, а результаты флористического обследования территории стационара М. В. Соколовой до сих пор не опубликованы. Наши работы 1970—1980-х гг. были в основном направлены на определение продуктивности пастбищ и картирование растительности (Поспелова, 1989); однако имеющийся большой массив описаний, гербарий и полевые записи также использовались при написании настоящей статьи. Некоторые из сделанных в это время флористических наблюдений представляются нам весьма важными, поэтому проведенный мониторинг можно считать в какой-то мере трехэтапным.

Существенной предпосылкой к ревизии этой КФ была привязка гербарных сборов 1928 г., что позволило нам искать некоторые растения непосредственно в тех точках, где их собирал автор. В то же время были и трудности, связанные с неточностями картирования участка в 1928 г., на что указывает и сам А. И. Толмачев. История поисков нами места базирования экспедиции достойна отдельного рассказа, так как в определение геодезистом экспедиции 1928 г. координат вкралась существенная ошибка и по приведенным в отчете координатам лагерь, находившийся на берегу реки, оказался... в 5 км к северу от нее! Тем не менее благодаря очень подробным описаниям мест сборов нам удалось абсолютно точно найти место базирования экспедиции. К сожалению, почти никаких следов лагеря не сохранилось: он стоял в устье небольшого ручья, по долине которого сравнительно недавно (10—15 лет назад) сошло несколько огромных оползней. По привязкам гербарных сборов удалось довольно четко выявить границы района работ и даже места массовых сборов

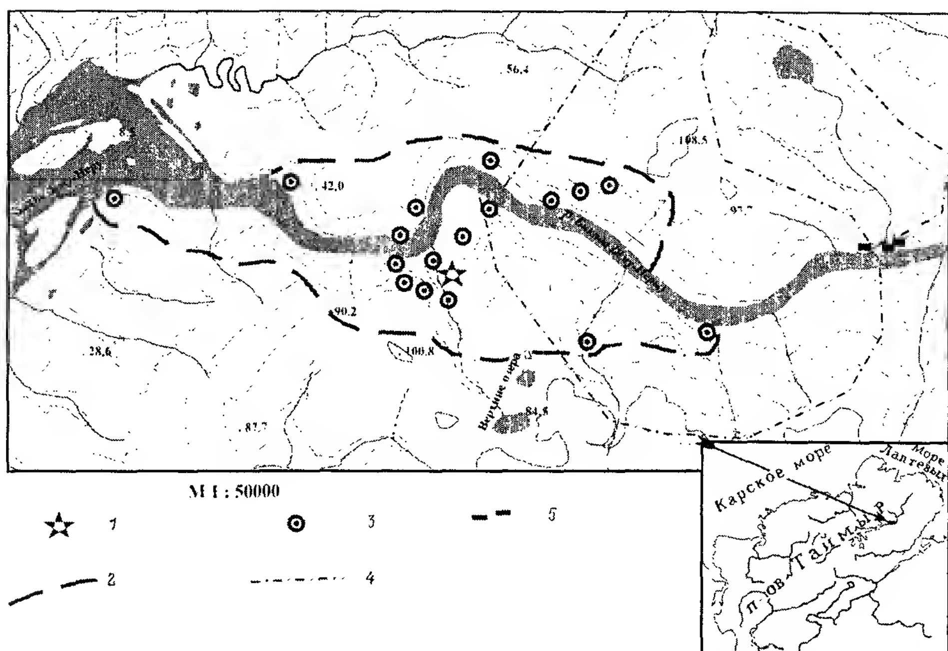


Рис. 1. Район работ А. И. Толмачева в 1928 г. в устье р. Яму-Неру (Бикада).

1 — лагерь экспедиции 1928 г.; *2* — территория, обследованная А. И. Толмачевым; *3* — места массовых гербарных сборов 1928 г.; *4* — ограды вольеров для овцебыков (1974—1979 гг.); *5* — постройки стационара Таймырского заповедника «Бикада».

А. И. Толмачева (рис. 1). Кроме того, автор приводит и качественную оценку активности абсолютного большинства видов: их встречаемости, относительного обилия, эколого-ценотической приуроченности, что позволило для значительной их части установить тенденцию ее изменения.

При проведении ревизии флоры представляется необходимым сопоставление метеорологических условий сезонов первичного и повторного исследования, а также сезонов, предшествующих сборам. Последнее важно потому, что довольно многие растения (в наибольшей степени осоковые) в холодные годы с замедленной вегетацией часто не успевают в полной мере заложить генеративные побеги и, следовательно, не могут быть обнаружены на следующий год. В частности, подобная ситуация наблюдалась в 1990 г. после очень холодного 1989 г. В данном случае мы должны были сравнить погодные условия 1928 и 1999, 1927 и 1998 гг. соответственно.

Благодаря наличию фенологической характеристики отдельных видов в работе Толмачева (1932а,б) мы установили, что даты цветения и плодоношения большинства видов растений в 1928 и 1999 гг. совпадают с высокой точностью и различаются не более чем на 2—3 дня. Таким образом, можно обоснованно предполагать идентичность условий этих лет, хотя по приведенным в отчете (Толмачев, 1930) фрагментарным погодным данным 1928 г. был несколько теплее 1999 г.: периодов с переходом температур через 20 °С было соответственно 3 и 1. Кстати, надо сказать, что в этом отношении нам очень повезло — оба года характеризовались исключительно ранней весной. Предшествующий же, 1927 г. был довольно холодным: если расчетное отклонение от суммы среднемесячных температур в 1928 г. составляло +2.7 °С, то в 1927 оно было –4.5 °С (Н. В. Ловелиус, личное сообщение). Имеющиеся сведения по погодным аномалиям сибирского сектора Арктики в целом (Российская..., 1996) также указывают на значительную отрицательную аномалию летних месяцев 1927 г. В то же время его аналог — 1998 г. был довольно теплым. Эти различия погодных условий надо принимать во внимание.

Необходимо сравнить также и сроки проведения работ в оба года. А. И. Толмачев исследовал флору Яму-Неру с 4.08 по 4.09. В принципе, по нашему опыту, в этот период можно «поймать» практически всю флору, кроме раннецветущих видов. Мы же работали с 1.06 по 24.08 (однако наиболее «массированная» инвентаризация пришлась на 5—20 августа) — возможно, это одна из причин большей полноты нашего списка.

Трудности вызывало и значительное разночтение в таксономии отдельных видов. Многие из современных видов во время работ экспедиции 1928 г. трактовались как внутривидовые таксоны, а некоторые не выделялись вообще. Наибольшие трудности составили в этом отношении роды *Deschampsia* и *Salix*. Некоторые виды нашего списка 1999 г. пришлось исключить из сравнительного анализа по причине более позднего их описания; сюда же отнесены виды, которые рассматривались А. И. Толмачевым как агрегаты. Эти виды будут приведены ниже.

Наши работы по флористическому обследованию привязанного на местности участка, обследованного в 1928 г., проводились по рекомендуемой методике (Юрцев, Камелин, 1987), т. е. поиски проводились во всех представленных на нем экотопах в максимальной повторности. Особое внимание уделялось тем экотопам, где проводились сборы в 1928 г. (рис. 1).

Результаты и обсуждение

Мы провели анализ изменения КФ за период с 1928 по 1999 г. по 4 основным позициям: общий характер изменений, изменения таксономической и географической структуры ЛФ, активности видов и их ценотической приуроченности.

Общий характер изменений КФ. Всего в пределах обследованной А. И. Толмачевым территории (без учета его дальних маршрутов на хребты Киряка-Тас и Титкоу-Нетти, результаты которых он и сам не включает в свою флору) площадью около 15 км^2 отмечено 227 видов и подвидов сосудистых растений. Сам Александр Иннокентиевич пишет о 164 видах в своей флоре, однако с учетом новейших номенклатурных изменений (например, указанная им разновидность *Catabrosa concinna* var. *algidiformis* H. Smith трактуется ныне как гибридогенный вид *Phippsia* × *algidiformis* (H. Smith) Tzvel.) его флора оценивается в 170 таксонов. Из видов, встреченных А. И. Толмачевым, нами не найден лишь один вид — *Poa taimyrensis*, описанный из этого места и впоследствии переопределенный как *Poa paucispicula*. Он был обнаружен только в одном месте, точная географическая привязка сбора отсутствует, аналогичные экотопы (глинистые обнажения) мы просмотрели почти все (возможно, что популяция была уничтожена свежим оползнем). Из суммарного списка для дальнейшего анализа мы исключили 25 найденных нами видов и подвидов по следующим причинам:

— виды, описанные для науки позже и из других районов, — *Deschampsia sukatschewii*, *Puccinellia gorodkovii*, *P. neglecta*, *Papaver nivale*, *P. paucistaminum*, *P. minutiflorum*, *Draba sambukii*, *D. taimyrensis*, *Potentilla tikhomirovii*, *Taraxacum taimyrense*, *T. platylepium*;

— виды, вероятно, рассматривавшиеся А. И. Толмачевым в комплексе с другими, — *Calamagrostis groenlandica* и *C. neglecta* вместе с *C. holmii*, *Poa pratensis* вместе с *P. alpigena*, *Puccinellia palibinii* вместе с *P. angustata*, *Poa bryophila* вместе с *P. glauca*, *Stellaria crassipes* вместе с *S. edwardsii*, *Draba arctica* и *D. groenlandica* вместе с *D. cinerea*, *Saxifraga setigera* и *S. platysepala* как один вид *S. flagellaris*, *Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum* вместе с основным подвидом, *Pedicularis interioroides* и *P. albolabiata* как один вид *P. sudetica*. При дальнейшем анализе эти виды рассматривались в широком понимании (sensu lato);

— виды, найденные нами на самой границе предполагаемого района исследований А. И. Толмачева, — *Eriophorum callitrix*, *Ledum decumbens*, *Draba pohlei*.

Таким образом, в нашем анализе остаются 203 вида и подвида.

ТАБЛИЦА 2

Количество видов с разным типом изменения встречаемости за период 1928—1999 гг.

Группы видов	Число	%
Вероятно, исчезнувшие за период	1	0.5
Тенденция не ясна	2	1.0
Уменьшили встречаемость	12	6.0
Не изменили встречаемость	118	58.1
Увеличили встречаемость	37	18.2
Вновь найдены	33	16.2
Всего	203	100

Изменение таксономического состава и встречаемости видов. Пропорции флоры несколько изменились в сторону обогащения по всем таксономическим категориям — отношение числа видов к числу родов и семейств из 170 : 81 : 27 стало 202 : 86 : 28. Появились новое для флоры монотипное сем. *Hippuridaceae* и 5 родов — *Kobresia*, *Hedysarum*, *Hippuris*, *Batrachium*, *Comarum* (2 последних — за счет номенклатурных изменений). Число одновидовых семейств и родов практически не изменилось с 1928 по 1999 г. — 9 и 9, 51 и 49 соответственно. При анализе изменения видового богатства надвидовых таксонов выяснилось, что наиболее значительно возросла численность сем. *Cyperaceae* (с 8 до 15 видов), в результате чего оно переместилось с 7—8-го на 5-е место в списке ведущих семейств, в меньшей степени — *Asteraceae* (с 17-го до 20-го), *Brassicaceae* (с 22-го до 26-го), *Rosaceae* (с 5-го до 8-го). Уменьшилась доля одновидовых родов (с 30 до 24.5 %). В 11 родах увеличилась численность, в наибольшей степени у *Carex* (с 6 до 10), перешедшей в результате с 5—7-го на 3-е место в списке ведущих родов. В родах *Draba*, *Pedicularis*, *Potentilla*, *Taraxacum*, *Eriophorum* прибавилось по 2 вида. Таким образом, таксономический спектр за счет повышения роли *Cyperaceae* (однако именно для этого семейства нельзя исключить возможность «пропуска» в 1928 г. из-за холодного предыдущего лета), *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae* приобрел более «южный» характер.

Изменение состава КФ с учетом изменения встречаемости приведено в табл. 2. Под встречаемостью здесь понимаются качественные оценки А. И. Толмачева: «обычно», «довольно обычно», «нередко», «редко», «только в одном месте» и т. п.

Не изменили встречаемости растения, составляющие основу большинства КФ типичных тундр. К ним относятся доминанты — *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *Salix reptans* и т. п., а также обычные, хотя и не всегда доминирующие виды — *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Achoriphragma nudicaule*, *Poa arctica*, *Astragalus umbellatus* и т. п. Из этой группы следует особо упомянуть 5 видов. Это стенотопные *Dendranthema mongolicum* и *Braya purpurascens*, популяции которых здесь существуют в нетипичных местообитаниях (глинистые обнажения) в неизменном за весь период состоянии (на Таймыре это почти исключительно горные виды), *Poa pseudoabbreviata*, также горный вид, небольшая маргинальная изолированная популяция которого имеется на щебнистой гряде на борту долины Бикады, и *Tanacetum bipinnatum*, популяция которого почти самая северная из известных. Кажущееся снижение численности *Puccinellia angustata* можно объяснить тем, что этот вид рассматривался А. И. Толмачевым несколько в другом объеме: мы полагаем, что в *P. angustata* включалась также довольно обычная по галечникам *P. palibinii*.

2 вида с неясной тенденцией изменения встречаемости — *Deschampsia brevifolia* и *D. glauca*. Безусловно, оба эти вида А. И. Толмачевым найдены были, но за прошедшие годы систематика рода настолько часто менялась, что практически невозможно сопоставить ее с современной без просмотра конкретных гербарных сборов.

Судя по описаниям 1928 г., уменьшили встречаемость следующие виды: *Poa alpigena* subsp., *colpodea*, *Bromopsis taimyrensis*, *Carex rupestris*, *Ranunculus hyperboreus*, *R. sabinii*, *Papaver polare*, *Draba alpina*, *D. lactea*, *D. macrocarpa*, *D. subcapitata*, *Astragalus tolmaczevii* Jurtz., *Artemisia arctisibirica* Korobkov. Некоторые из них заслуживают подробых комментариев. Особо нужно сказать о реликтовой популяции *A. arctisibirica* — одной из двух на Таймыре (вторая найдена в горах Бырранга в 250 км западнее — Поспелова, Куваев, 1994). Долгое время первую популяцию мы считали погибшей. Ее удалось обнаружить только после установления места базирования экспедиции 1928 г. и соответственно привязки гербарных сборов. У А. И. Толмачева про нее сказано: «Вершина сухого пригорка... В данном месте нередка, но встречена только на ограниченном пространстве» (цит.: 1932б, с. 44). Нами же здесь найдено 3 маргинальных клона общей площадью не более 2 м² в целом, цветет не более 20 % растений. Что же касается *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, то комментарий А. И. Толмачева («попадается повсюду значительно чаще типичной формы и иногда в большом количестве» — 1932а, с. 96) вообще указывает на какую-то не совсем обычную ситуацию, потому что за более чем 10-летний период наших флористических исследований на восточном Таймыре мы такого явления не наблюдали.

Явно увеличили встречаемость следующие виды: *Arctagrostis arundinacea*, *Trisetum litorale*, *T. spicatum*, *Dupontia fisheri*, *Elymus vassiljevii*, *Leymus interior*, *Carex lachenalii*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Salix pulchra*, *S. richardsonii*, *Betula nana*, *Rumex arcticus*, *Bistorta elliptica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Cerastium arvense* var. *taimyrense*, *Minuartia rubella*, *Gastrolychnis taimyrensis*, *Ranunculus affinis*, *R. propinquus*, *Papaver pulvinatum*, *Cardamine pratensis*, *Arabis petraea* subsp. *septentrionalis*, *Alyssum obovatum*, *Cochlearia groenlandica*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga nivalis*, *S. setigera*, *Potentilla stipularis*, *Oxytropis sordida*, *Epilobium palustre*, *Pyrola grandiflora*, *Armeria scabra*, *Pedicularis lapponica*, *P. verticillata*, *Tripleurospermum hookeri*, *Petasites frigidus*, *Endocellion sibiricum*. Из них особых комментариев заслуживают следующие виды. *Arctagrostis arundinacea* вообще в качестве самостоятельного вида в списке 1928 г. отсутствует, но в вып. 2 «Арктической флоры СССР» точка находки ее на этом месте стоит, и, судя по комментариям, арктическая форма этого вида тогда не отличалась систематиками от *A. latifolia*. *Leymus interior* в 1928 г. был найден лишь в одном месте в устье Бикады, и эта популяция сохранилась, но теперь он встречается на прирусловых галечниках Бикады по всему ее течению. *Salix richardsonii* (*S. lanata* s. l.) А. И. Толмачевым не была отмечена вообще (только гибрид *S. lanata* × *reptans* из района Яму-Тарида) и лишь впоследствии была определена из его сборов, ныне это обычный вид нижних частей склонов и долин ручьев. Александр Иннокентиевич отметил лишь одну небольшую популяцию *Betula nana*, мы кроме указанной обнаружили еще несколько, и в том числе крупный куст в 100 м от места базирования экспедиции 1928 г., который никак не мог быть им пропущен (выше по течению, в ландшафте озерно-аллювиальной депрессии на плоскобугристых болотах она местами доминирует). Описанный из района *Gastrolychnis taimyrensis*, встреченный в 1928 г. лишь в одном месте (и в 1999 г. там и собранный), ныне обычен по всему исследованному участку. Также описанный из этого места вид *Papaver pulvinatum* — ныне самый многочисленный мак по всей территории. *Rhodiola rosea* была А. И. Толмачевым найдена только в одном месте, нами же встречена еще в двух. *Pyrola grandiflora* в 1928 г. была необильна и все экземпляры были стерильны, в 1998—1999 гг. она массово цвела. Вообще в районе этот вид обычен и практически эвритопен, отсутствует лишь на наиболее бесснежных водоразделах. Крайне интересна ситуация с *Oxytropis sordida*. По сравнению с 1928 г. активность этого вида резко повысилась. Но, по наблюдениям одного из авторов, еще 10—15 лет назад *O. sordida* встречался довольно спорадически и на местах его нынешнего произрастания обилен был *O. karga* (*O. arctica* R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz.), который, однако, не был обнаружен здесь ни в 1928, ни в 1999 г. (отмечен только на песках озерно-аллювиальной депрессии в 15—20 км восточнее, но и там довольно редок).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение различных термоклиматических групп в 1928 и 1999 гг. и в категориях видов с разными многолетними тенденциями изменения численности

Термоклиматические группы	Число видов в категориях					
	Изменение встречаемости			Вновь найдено в 1999 г.	Флора в целом	
	без изменения	уменьшилось	увеличилось		1928 г.	1999 г.
Криофиты	91	13*	19	19	125	143
Гемикриофиты	18	—	13	9	31	40
Некриофиты	9	—	5	5	14	19
Всего	118	13	37	33	170	202

Примечание. * — исчез — *Poa paucispicula*.

Описанное явление может объясняться только с позиции межгодовых флюктуаций, о чем речь пойдет ниже.

Наконец, виды, которые не были отмечены в 1928 г. Нам представляется целесообразным поделить их на 3 группы.

1. Виды, которые не могли быть пропущенными, и можно утверждать их отсутствие в районе в 1928 г. — *Hierochloë pauciflora*, *Dupontia psilosantha* (А. И. Толмачев упоминает его как самостоятельный вид для флоры Новой Земли), *Festuca auriculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Kobresia myosuroides*, *Carex chordorrhiza*, *C. maritima*, *Juncus castaneus*, *Rumex graminifolius*, *Ranunculus lapponicus*, *Cochlearia arctica*, *Comarum palustre*, *Potentilla rubella*, *P. uniflora*, *Astragalus norvegicus*, *Hedysarum arcticum*, *Androsace arctisibirica*, *Pedicularis amoena*, *P. villosa*, *Artemisia furcata*, *Taraxacum lateritium*, *T. platylepium*. Все эти виды нами найдены в местах, однозначно посещавшихся А. И. Толмачевым (рис. 1), и там обычны, а иногда (*Hierochloë pauciflora*, *Festuca auriculata*, *Carex chordorrhiza*, *Eriophorum vaginatum*, *Pedicularis amoena*, *Androsace arctisibirica* и др.) многочисленны. Все они таксономически бесспорны, габитуально хорошо различимы и упоминаются в исследованных ранее А. И. Толмачевым флорах о-ва Диксон и Новой Земли (Толмачев, Пятков, 1930; Толмачев, 1936), некоторые из этих видов найдены им и на Таймыре в 1928 г., но только в районе Яму-Тарида.

2. Виды, которые могли быть не обнаружены из-за холодного предыдущего сезона (были в вегетативном состоянии), — *Eriophorum medium*, *Carex spaniocarpa*, *C. quasivaginata*, *Batrachium eradicatum*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, *Hippuris vulgaris*.

3. Виды, которые могли быть пропущены из-за малых размеров и редкой встречаемости или по причине раннего окончания вегетации, — *Equisetum variegatum*, *Minuartia biflora*, *Draba fladnizensis*, *D. pseudopilosa*, *D. ochroleuca* (хотя относительно последних 3 видов этот тезис сомнителен, поскольку род *Draba* был объектом особого внимания исследователя).

Таким образом, из 33 новых для ЛФ видов лишь 11 могли быть не обнаружены в силу объективных причин, и можно считать, что богатство флоры увеличилось минимум на 22 вида (13 % от первоначального объема).

Географический анализ изменений флоры. В табл. 3 приведено соотношение термоклиматических групп в КФ 1928 и 1999 гг. и в группах с различным характером изменения встречаемости. Видно, что обогащение флоры произошло по всем группам: из некриофитов прибавилось 5 видов (прирост на 26.3 %), из гемикрофитов — 9 видов (прирост на 23 %), из криофитов — 19 видов (прирост на 13.4 %).

Из табл. 3 видно, что географический спектр группы видов, не изменивших активности, близок к общему спектру КФ 1928 г. с несколько повышенной ролью

криофитов. Снизили встречаемость исключительно криофиты (в том числе 3 из 5 высокоарктических видов), а в числе видов с возросшей активностью и новых для участка видов криофиты составляют лишь около половины, и среди них нет ни одного высокоарктического вида — флора из типично арктической стала умеренно арктической со значительным участием гипоарктических элементов. Значительное «смещение» характера флоры к более южному типу свидетельствует о возможном улучшении природных условий района. Вполне вероятно, что параллельно с общим циклическим потеплением Земли с середины прошлого века (стадия Фернау, последнее активное наступление горных ледников) идет и постепенное продвижение южных элементов на север. Общее потепление климата заметно и по косвенным признакам. Так, за последнее время на Восточном Таймыре значительно усилились проявления деградационных криогенных процессов, в первую очередь оползневых. По нашим наблюдениям, в середине 1970-х гг. оползни по бортам долины были единичны, в настоящее же время на некоторых участках склонов они занимают до 50 % площади, а кое-где развиваются даже глубокие термокарстовые воронки.

Что же касается долготно-географических групп, то здесь определенных тенденций выявить не удается. В целом за период наблюдений долготно-географическая структура флоры практически не изменилась, а среди видов, снизивших встречаемость, преобладают циркумполярные.

Изменение фитоценотической приуроченности видов. В составе описываемой КФ нами было эмпирически выделено 11 групп видов по их эколого-фитоценотической приуроченности: водные, болотные, лугово-болотные, тундрово-болотные, тундровые широкой амплитуды, тундрово-луговые, пойменно-луговые, склоново-луговые, горно-тундровые, нивальные, эрозиофильно-пионерные. В пределах последней группы отдельно выделены пионерные виды затопляемых галечников (отмельно-пионерные), пионеры глинистых и песчано-глинистых обнажений, пионеры разнообразных субстратов. Вид включался в определенную группу по признаку проявления наибольшей встречаемости и обилия в данном типе сообществ. При этом учитывалось, что некоторые виды в данном районе тяготеют к экотопам, не свойственным им в других районах Таймыра и Арктики в целом. Так, горный петрофильный кальцефил *Braya purpurascens* в этом районе обилен и обычен на солоноватых глинистых обнажениях. Соотношение различных эколого-фитоценотических групп приведено в табл. 4.

Из данных табл. 4 видно, что наибольший вклад в увеличение богатства флоры внесли в первую очередь виды болотной, луговой и отмельно-пионерной групп. Увеличение числа первых, возможно, связано с улучшением климатических условий, о вероятности которого мы говорили выше, и увеличением площади болот. Рост количества луговых видов может быть обусловлен как общим потеплением, так и резким ростом эрозионных процессов в районе. Из вновь найденных 6 луговых видов 2 также определенно тяготеют к отмельно-пионерным (*Potentilla stipularis*, *Astragalus norvegicus*). Наконец, рост количества последних, скорее всего, связан с их интенсивным аллювиальным заносом в район; все эти виды встречены нами выше по течению Бикады и ее притоков, где они обильны (кроме *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*). Кстати, отчасти аллювиальным переносом с гор может объясняться и увеличение роли южных видов, поскольку именно в долинах горных истоков Бикады (Малахай-Тари, Нюнькараку-Тари) обнаружены реликтовые сообщества травяных ивняков и богато-разнотравных лугов, в составе которых обычны гипоарктические и бореальные виды. Интересно, что занос стенотопных аллювиальных псаммофитов с более западных участков значительно менее интенсивен. Встреченные в 1928 г. только на побережье Таймырского озера *Aconogonon laxmannii* и *Lychnis villosula* и сейчас отсутствуют в долине Бикады, хотя здесь имеются большие массивы подходящих для них песчаных экотопов. Уменьшились же в первую очередь горно-тундровые и горно-луговые виды, что доказывается как маргинальным реликтовым характером их популяций, сформировавшихся в результате случайных заносов (*Artemisia arctisibirica*, *Poa pseudoabbreviata*), так и общим «сдвигом» состава флоры

ТАБЛИЦА 4

Соотношение различных эколого-фитоценотических групп во флорах 1928 и 1999 гг. и в группах видов с различной тенденцией изменения встречаемости

Эколого-фитоценотические группы видов	Число видов					
	Флора в целом		Изменение встречаемости			Вновь найдены
	1928 г.	1999 г.	без изменения	уменьшилось	увеличилось	
Водные	2	4	2	—	—	2
Болотные	3	9	2	—	1	6
Лугово-болотные	5	6	3	—	2	1
Тундрово-болотные	10	10	7	—	3	—
Тундровые	58	61	48	2	6	4
Тундрово-луговые	21	22	17	—	3	1
Луговые	20	27	10	—	10	6
Горно-луговые	11	15	6	2	3	4
Горно-тундровые	14	15	7	5	2	1
Нивальные	6	6	3	1	1	1
Отмельно-пионерные	8	13	3	—	5	5
Пионеры глинистых обнажений	5	7	5			2
Пионеры широкой амплитуды	6	7	5	2		
Всего	170	202	118	12	37	33

к более южному характеру (снижение роли высокоарктических *Draba subcapitata* и *Papaver polare*). Интересно, что, несмотря на явное увеличение роли эрозионных процессов на территории КФ и соответственно повышение экологического разнообразия местообитаний, обогащение всех фитоценотических групп в первую очередь идет все же за счет более южных, гипоарктических и арктобореальных видов, поэтому нам кажется, что климатический фактор превалирует над геогенно-экологическим. В целом за счет прироста доли видов других групп сократилась и доля тундровых видов широкой амплитуды, хотя количество их осталось практически неизменным (58 — в 1928 г. и 61 — в 1999 г.). Таким образом, во флоре значительно повысилась доля видов азональной и интразональной ориентации и она стала более своеобразной.

Анализ изменений широты экологической амплитуды. Выделение групп видов с различной экологической амплитудой мы проводили, руководствуясь шкалой Б. А. Юрцева (1968), принятой нами в упрощенном варианте. Упрощение проведено в связи с невозможностью точной оценки экологической амплитуды по имеющимся литературным данным, в частности невозможно классифицировать экотопы по критерию «редкий—обычный». Удалось выделить 6 групп видов: эвритопные, гемиэвритопные, гемистенотопные постоянные, гемистенотопные спорадические, стенотопные постоянные, стенотопные спорадические. Благодаря подробным аннотациям, приведенным в списке А. И. Толмачева, мы смогли приблизительно установить эколого-ценотические особенности подавляющего большинства видов его «флоры». Так, например, если в списке приводилось 2—3 сбора вида и было указано «только здесь, более нигде», мы обследовали эти места и все близкие по условиям экотопы, которые посещались или по местоположению могли быть посещены А. И. Толмачевым, и определяли, таким образом, изменения амплитуды вида. Благодаря небольшой площади ключевого участка он был неоднократно пройден нами буквально вдоль и поперек. Сложнее обстояло дело с фоновыми видами, для которых указывались лишь качественные характеристики распространения: «часто», «обычно» и т. д. Здесь приходилось полагаться почти исключительно на собственный опыт флористических работ и интуицию. Помогли нам и подробные оценки обилия отдельных видов в

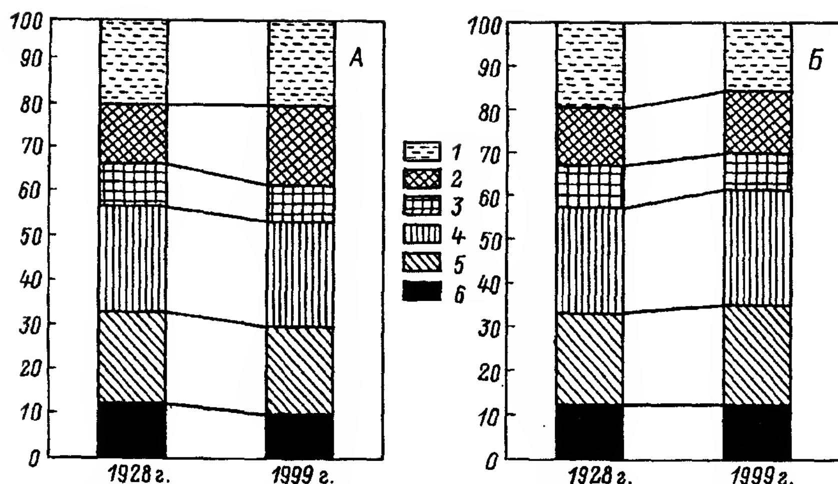


Рис. 2. Сравнительная структура типов активности видов в конкретных флорах 1928 и 1999 гг.

А — во флорах в целом; *Б* — только для видов, встреченных в оба периода. Виды стенотопные: *1* — спорадические, *2* — постоянные; гемистенотопные: *3* — спорадические, *4* — постоянные; *5* — гемиэвритопные, *6* — эвритопные. По оси ординат — доля видов, %.

конкретных местах находок. В конце концов мы решили, что эти критерии сходны у нас и у А. И. Толмачева, и делали выводы на основе этого допущения.

Совершенно очевидно, что у большинства из изменивших встречаемость видов изменилась и амплитуда; из 49 таких видов лишь у 13 она осталась прежней, изменилась лишь численность популяций: *Trisetum spicatum*, *Dupontia fisheri*, *Leymus interior*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *Betula nana*, *Minuartia rubella*, *Rhodiola rosea*, *Oxytropis sordida*, *Epilobium palustre*, *Armeria scabra*, *Endocellion sibiricum* (численность увеличилась), *Bromopsis taimyrensis*, *Artemisia arctisibirica* (численность снизилась). Сравнение групп видов с различной экологической амплитудой мы провели как по флорам 1928 и 1999 гг. в целом, так и без учета вновь найденных видов (рис. 2). Если сравнивать флоры 1928 и 1999 гг. в целом (*А*), то роль видов узкой амплитуды заметно увеличилась, а если рассматривать только общие для обоих лет обследования виды (*Б*), она, напротив, заметно снизилась. Последнее говорит о прогрессирующем расселении видов из «первичных» экотопов. В момент появления в районе вид селится в оптимальном для него местообитании, а впоследствии расселяется до пределов естественной экологической амплитуды. Например, *Salix pulchra* была встречена в 1928 г. лишь в одном месте на шлейфе склона (именно такое положение занимает она в экстремальных условиях Центральной Бырранги), а в настоящее время это гемиэвритопный вид, не встречающийся лишь на самых высоких водоразделах и оголенных поверхностях. *Cerastium arvense* var. *taimyrense* отмечался лишь на песчаных участках, в настоящее время это один из доминантов дриадово-разнотравных тундр на высоких ярах реки, часто встречается и на глинистых поверхностях. *Pedicularis verticillata* был найден в одном месте на галечном валу Бикады, сейчас он доминирует как в пойменных, так и в склоновых луговых сообществах; часто, хотя и единичными особями, встречается и в пятнистых тундрах. Таким образом, при условии сохранения направленности основных природных факторов следует ожидать и дальнейшего расселения вновь появившихся видов, и примеры этого уже имеются. Так, 10—15 лет назад *Astragalus norvegicus* встречался единично, ныне же по пойменным луговинам Бикады он нередок.

Следует коснуться тех, хотя и не систематических, наблюдений, которые проводились нами в 1978—1988 гг. в ходе геоботанических работ в окрестностях стационара. Флористический состав плакорных тундр с тех пор не изменился, как и активность составляющих их видов. То же можно сказать и о растительности болот,

хотя в долинных массивах болот, особенно расположенных ближе к горам, явно усилилась роль *Eriophorum callitrix*, встречающейся теперь и вне долины реки, обильнее стала *Carex chordorrhiza*. Изменения претерпел состав растительного покрова песчаных террас: в травяно-кустарничковых тундрах значительно уменьшилось, местами до полного отсутствия, обилие мытников, особенно *Pedicularis amoena*, входившего в число доминантов, и увеличилось — бобовых, особенно *Oxytropis adamsiana* и *O. sordida*, в ряде случаев снизилась роль кассиопеи за счет зарастания трещин между полигонами и выполаживания поверхности. Местами на задернованных песчаных поверхностях стал обильным *Thymus extremus*, в 1970-е гг. бывший довольно редким. Несколько изменился и состав растительного покрова лугов и кустарничково-травяных тундр на склонах приречных яров. Гораздо обильнее стал *Cerastium arvense* var. *taimyrense*, в число доминантов вышел *Oxytropis sordida*, и практически исчез *O. karga*, о чем уже говорилось. Интересно, что популяции *O. sordida* в 1970—1980-е гг. были, как правило, полихромными: чаще всего встречались особи с венчиками грязно-желтого и грязно-белого цвета, обычны были бледно-розовые, изредка попадались сиреневые. В 1999 г. только в одном месте были отмечены несколько бледно-розовых экземпляров, во всех остальных местах цветки были почти чисто-белые.

На луговых склонах и в приречных кустарниках по сравнению с предыдущим периодом исследований увеличилось обилие *Potentilla rubella*, *P. nivea*, *Astragalus norvegicus*, *Oxytropis sordida*, *Pedicularis verticillata*, *Papaver pulvinatum*. На галечниках стали чаще попадаться *Elymus vassiljevii*, *Leymus interior*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, обильнее стал *Tripleurospermum hookeri*. В связи с уже упоминавшейся активизацией оползневых процессов увеличилось обилие *Braya purpurascens*, а на галечниках под оползнями солоноватых глин — *Equisetum variegatum*, который и в горах является базифилом. На инсолированных щебнистых склонах в сообществах остепненных лугов возросло обилие *Festuca auriculata*. Очень обильной в своих экотопах, а также и в других (пятнистые тундры, сухие галечники, глинистые оползни) стала *Draba parvisiliquosa*, описанная именно из этого района; кстати, только здесь она присутствует в столь типичной форме с обилием простых волосков по верхней плоскости и с длинными ресничками по всему краю листа. Можно предположить, что именно окрестности Бикады являются центром расселения этого вида. Интересно изменение активности *Rhodiola rosea* по сравнению с 1928 г.; как уже говорилось, ее стало больше, но по сравнению с 1970—1980-ми гг. зафиксировано исчезновение ряда популяций на береговых ярах, а в сохранившихся растения были заметно мельче. Из видов, вошедших в список В. В. Рапоты (1981), мы, несмотря на активные поиски, не смогли обнаружить *Sparganium hyperboreum*, *Arctodupontia scleroclada*, *Draba eschscholtzii*, *D. prozorowskii*, *Potentilla prostrata* (*P. nivea* subsp. *mischkinii*) — только в одном месте в опаде найдены ее сухие листья, возможно перенесенные ветром, *Polemonium acutiflorum* (Ю. П. Кожевников ставит под сомнение возможность ее произрастания в этом месте), *Erigeron compositus* (скорее всего, ошибка определения).

В целом можно предположить, что обогащение флоры за прошедшие 20 лет происходило за счет расселения по долине реки в основном с гор. На это указывает увеличение обилия по отмелям реки видов, обычных на горных галечниках, — *Elymus vassiljevii*, *Leymus interior*, *Astragalus tolmaczevii*. В этом плане интересна, в частности, единичная находка типичного для горных галечников *Crepis nana* в самом устье Бикады, на песчаной отмели острова в дельте. Нельзя, конечно, не учитывать и зоохорный путь. Так, нами была найдена маргинальная популяция морошки на одном из островов, где периодически линяют гуси; ближе чем за 250 км этот вид не встречен. Антропогенное освоение вряд ли существенно повлияло на флору — «случайные интродукции» видов на стационаре «Бикада», попавших сюда вместе с завозимым сеном для овцебыков в 1974—1976 гг. (*Calamagrostis langsdorffii*, *Gastrolychnis violascens*, некоторые сорные крестоцветные), хотя и были зафиксированы, но за короткое время эти растения вымерли.

Выводы

В этом разделе мы хотели бы коснуться как собственно результатов проведенного флористического мониторинга, так и некоторых методических положений относительно самого процесса таких работ с учетом полученного опыта.

Главный, как нам представляется, вывод — это констатация того факта, что в естественных условиях за геологически невероятно короткий период — 70 лет — могут произойти значительные изменения состава и структуры КФ, даже не испытывавшей внешних нагрузок. Многолетние работы на стационаре «Бикада» вряд ли могли оказать существенное влияние на природу района. При подготовке настоящей работы у нас постоянно возникали 2 сомнения. Во-первых, не строим ли мы теорий на песке и не были ли обнаруженные нами виды просто пропущены А. И. Толмачевым. Во-вторых, не попали ли мы или А. И. Толмачев в какие-либо локальные временные флюктуации флористического состава (обогащения и обеднения соответственно). Однако, проанализировав результаты, мы пришли к выводу, что большинство видов растений, найденных нами в дополнение к списку 1928 г., не могли быть пропущены даже менее искушенным ботаником, чем Александр Иннокентиевич, у которого к моменту этой работы за плечами был большой опыт флористических исследований в Арктике. Во всяком случае, даже если некоторые виды и были пропущены как единичные, то в настоящее время они стали более многочисленными (*Hierochloë pauciflora*, *Eriophorum vaginatum*, *Kobresia myosuroides*, *Pedicularis amoena* и др.). На фоне результатов сравнения наших данных с данными 1970—1980 гг. следует признать наличие флюктуаций флористического состава, т. е. признать, что естественные изменения флор за довольно короткие периоды вполне вероятны, но они, как правило, происходят за счет изменения парциальных флор интра- и азональных экотонов.

Причины же очевидного обогащения флоры кроются, видимо, в основном в изменении климата. Мы довольно скептически относимся к теории «потепления Арктики», но тем не менее вынуждены признать, что, например, за последние десять лет на Восточном Таймыре наблюдался лишь один летний снегопад, в то время как раньше они наблюдались ежегодно; более интенсивными (до ливневых) стали летние дожди; чаще стали отмечаться дни с высокими температурами. В пользу летнего потепления и повышения количества осадков говорит и возросшая интенсивность оползневых процессов в последние годы не только в бассейне Бикады, но и в других районах Восточного Таймыра. Усиление эрозионных процессов в свою очередь ведет к повышению разнообразия условий обитания и соответственно готовит почву для поселения пионерных видов, группировки которых впоследствии сменяются лугами — наиболее богатыми из сообществ тундровой зоны. Так как заселение голых поверхностей происходит практически по типу сингенеза, вполне вероятно закрепление на них не только автохтонных эрозиофильных и луговых видов, но и занесенных издалека, причем вероятность последнего особенно велика при обилии зверовых солонцов, посещаемых копытными, которые могут переносить семена растений на большие расстояния.

Таким образом, можно констатировать, что арктическая флора, несмотря на суровость условий существования и замедленный ход естественных сукцессий, достаточно быстро реагирует на изменение среды и что расселение видов в наше время происходит значительно быстрее, чем предполагалось. Возможно, что некоторые популяции, считающиеся реликтами прошлых геологических эпох, могут на самом деле быть и более молодыми, закрепившимися на территории в ходе естественной миграции.

В связи с этим встает вопрос, является ли правомерным сравнение «разновозрастных» КФ. Оно базируется на концепции относительной стабильности флористических комплексов, но, как мы видим, их состав и структура могут сравнительно быстро меняться. Это в особенности относится к молодым арктическим флорам, постоянно эволюционирующим в связи с прогрессирующим расселением видов и активным освоением ими новых экотонов. Поэтому нам кажется, что методы сравнительного

анализа применимы только к тем КФ, которые составлены в пределах одного и того же не слишком большого периода времени; иначе выводы такого анализа могут быть не совсем корректными. В нашем случае коэффициент флористического сходства Съёренсена-Чекановского между КФ 1928 и 1999 гг., характеризующий одну и ту же территорию, составляет с учетом вновь найденных видов 85.1 %, т. е. ниже, чем у многих КФ, расположенных на разных участках (по нашим данным, на Восточном Таймыре сходство между разными КФ, характеризующими один вид ландшафта, практически всегда выше 80 %, а в отдельных случаях — 90 % и более. Да и в нашем случае сходство между близрасположенными КФ гляциальной равнины и озерно-аллювиальной депрессии Бикады также выше — 86.1 %, о чем уже говорилось).

А. И. Толмачев (1932а) предложил понятие КФ как реальной совокупности видов, обитающих в определенном районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий, т. е. как явления пространственного. Мы хотели бы несколько дополнить это определение, придав понятию КФ еще и временной аспект, т. е. как совокупности видов, обитающих в однородном пространстве (едином географическом ландшафте) в конкретный промежуток времени, характеризующийся однонаправленным трендом смены физико-географических условий, в первую очередь климатических.

Методологические же наши замечания сводятся к следуюшим. Понятно, что, когда А. И. Толмачев исследовал флору Яму-Неру, никто не только не помышлял о долгосрочном мониторинге локальных флор, но даже сам метод их изучения только зарождался. Однако при организации современных работ по флористическому мониторингу можно избежать многих трудностей, связанных с сопоставимостью информации во времени, тем более что авторы большинства арктических ЛФ ныне здравствуют и могут предоставить свои материалы (и именно такие ЛФ целесообразно ревизовать в первую очередь). Хотелось бы особо подчеркнуть положение Б. А. Юрцева (1997) о необходимости четкого обозначения на карте и описания особенно интересных с точки зрения мониторинга популяций. Особенно ценным было бы создание единой геоинформационной системы и баз данных по таким объектам. Подобная система сейчас создана авторами на базе заповедника «Таймырский» и прилегающих территорий, в ближайшей перспективе ее планируется развернуть на весь Таймыр. Опыт подобных работ есть и у многих других авторов (Компьютерные..., 1997). Совершенно необходимо каким-то образом упорядочить и внедрить единую шкалу качественной оценки встречаемости и обилия видов в ЛФ при написании аннотаций (а для новых ЛФ — балльной оценки активности по единой шкале). И наконец, оптимальным представляется создание единого Российского банка данных по ЛФ и КФ, в котором были бы общедоступны как можно более полно аннотированные списки видов; они составляются всеми флористами, но ныне почти нигде, к сожалению, не публикуются. Публикация подобных списков возможна, в частности, в электронном виде (на CD-носителях) или в сети Интернет при условии создания в ней специальных тематических журналов.

Благодарности

Мы выражаем глубокую благодарность заведующему Лабораторией растительности Крайнего Севера БИН РАН Б. А. Юрцеву, который, собственно, и подал нам идею проведения подобного мониторинга; сотрудникам лаборатории О. В. Ребристой, В. В. Петровскому, Т. М. Королевой. Все они консультировали нас при определении гербария, а также высказали ряд ценных замечаний в ходе написания настоящей работы. Благодарим также сотрудников Гербария БИН РАН Т. В. Егорову и Н. Н. Цвелёва за критический пересмотр гербарных сборов семейств осоковых, злаковых и сложноцветных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропоген Таймыра. М., 1982. 184 с.

Арктическая флора СССР. Вып. 1—10. М.; Л., 1960—1987.

Иванова Н. М. Метод элементарных (конкретных) флор как база для изучения изменений в составе флоры (на примере некоторых флор Псковской области) // Матер. совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 35.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371.

Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях // Сб. науч. тр. БИН РАН. СПб., 1997. 113 с.

Нешатаев Ю. Н. Мониторинг биоразнообразия методом выборочно-статистического картографирования (на примере заповедников среднерусской лесостепи) // Матер. совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 54.

Поспелова Е. Б. Пастбища овцебыков в бассейне р. Бикада и их продуктивность // Млекопитающие и птицы средней Сибири. Морфология, экология и хозяйственное использование: Сб. науч. тр. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск, 1989. С. 79—88.

Поспелова Е. Б., Куваев В. Б. Дополнения к флоре сосудистых растений бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн., 1994. Т. 79. № 2. С. 112—117.

Рапота В. В. Сосудистые растения р. Бикады (Восточный Таймыр) и их кормовое значение для овцебыков // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера: Сб. науч. тр. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск, 1981. С. 73—93.

Рапота В. В., Кожевников Ю. П. К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 549—555.

Российская Арктика: на пороге катастрофы. М., 1996. 208 с.

Толмачев А. И. Предварительный отчет о работах Таймырской экспедиции Академии наук СССР в 1928 г. // Труды Полярной комиссии. Л., 1930. Вып. 1. 28 с.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. I // Труды Полярной комиссии. Л., 1932а. Вып. 8. 126 с.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. II // Труды Полярной комиссии. Л., 1932б. Вып. 13. 75 с.

Толмачев А. И., Пятков П. П. Обзор сосудистых растений острова Диксона // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1930. Вып. XXII. С. 147—149.

Толмачев А. И. Обзор флоры Новой Земли // Arctika. 1936. № 4. С. 143—178.

Черепанов С. К. Сосудистые растения территории бывшего СССР. СПб., 1995. 991 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 6. С. 60—69.

Юрцев Б. А. Проблемы организации мониторинга разнообразия растительного мира // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997б. С. 62—69.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 219—242.

Государственный биосферный
заповедник «Таймырский»

Получено 4 V 2000

SUMMARY

A revision of the lower reaches of Bikada (Yamu-Neru) River concrete flora (CF) which was previously investigated by A. I. Tolmatchev (1928) has been made. For the last 70 years the floristic richness increased by 33 species (13 %), from 170 to 202 (taking into account new taxonomic combinations to 227 species); one species vanished. The analysis of CF, the changes of its geographical and ecologo-coenotic structure were carried out. Species richness increased mainly at the expense of plant species, which are typical of more south regions of Taimyr Peninsula. Certain changes in species activity were recorded for the last 20 years. Active natural plant migration and climate warming are suggested to be the main reasions of such changes. A drastic increase in thermoerosion for the last 10—15 years throughout all East Taimyr argues for the last assumption. The change rate in arctic CF composition is considerably higher than it had been before. The concept of CF should include not only its spatial but also temporal uniformity.

УДК 582.29 : 581.524(571.121)

© С. А. Пристяжнюк

СИНУЗИИ НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

S. A. PRISTYAZHNYUK. EPIGEAL LICHEN SYNUSIA IN THE SUBARCTIC TUNDRA OF THE YAMAL

Предложены основные единицы классификации синузий лишайников, изложены методические подходы к их выделению. Приведена система напочвенных синузий лишайников субарктики Ямала, включающая 2 формиона, 4 федерации, 13 унионов и 83 социетета. Даны экологические и ценотические характеристики основных синузий, указано их распространение.

Ключевые слова: лишайники, синузия, классификация, тундра.

При изучении лишайникового компонента растительного покрова субарктических тундр п-ова Ямал мы столкнулись с проблемой выбора методов выделения и классификации лишайниковых синузий.

Цель данной публикации — рассмотрение методических подходов к выделению и классификации лишайниковых синузий на примере напочвенных лишайниковых синузий субарктических тундр п-ова Ямал.

Понятие «синузия» наиболее полно рассмотрено в работах J. J. Barkman (1973) и А. А. Корчагина (1976). Термин «синузия» нами понимается как тип пространственно и качественно обособленных одноярусных группировок растений со сходным набором видов, относящихся к близким жизненным формам и характеризующихся сходными особенностями использования ресурсов окружающей среды. При этом термин синузия используется нами также и для конкретных (индивидуальных), занимающих однородное (микро)местообитание пространственно и качественно обособленных одноярусных группировок растений с доминированием видов близких жизненных форм.

В данной работе использована следующая система единиц: социетет, унион, федерация, формион, панформион, тип моносинузиальной растительности (Трасс, 1964).

Высшая единица классификации синузий — тип моносинузиальной растительности — соответствует классам синузий И. Х. Блюменталя (1960; Блюменталь, Кирикова, 1960), Корчагина (1976) и С. В. Гудошникова (1986). Выделяется он по биоморфам растений (например, кустарниковый, лишайниковый и т. п.).

Панформионы в пределах лишайникового типа моносинузиальной растительности выделяли по субстратному принципу (например, панформион напочвенных лишайниковых синузий). Подобное толкование панформионов соответствует классам лишайниковой растительности O. Klement (1955).

Формион (до некоторой степени соответствует содержанию формиона G. E. Du Rietz (1930), предложившего эту единицу, типу синузий Блюменталя (1960), подклассам синузий Корчагина (1976) и Гудошникова (1986), классам унионов Т. М. Липпмаа (Lippmaa, 1939, цит. по: Корчагин, 1976)) выделяется по ботанико-географическому, или поясно-зональному принципу. Например, в панформионе напочвенных лишайниковых синузий можно выделить формион бореальных лишайниковых синузий.

Следующая единица классификации — федерация. Некоторые исследователи выделяют федерации по биологическим (либо таксономическим) группам растений

Корчагин, 1976; Гудошников, 1986), другие — по жизненным формам (экобиоморфам) (Норин, 1979; Андреев, 1979; Отнюкова, 1986). По нашему мнению, если стоящая над федерацией единица классификации — формион — выделяется по фитоценотическому оптимуму в какой-либо зоне, т. е. определяется макроклиматическими факторами, то синузии ранга федерации должны определяться прежде всего неоднородностью внутризональных или региональных экологических условий.

Флористическую основу лишайниковых синузий ранга федерации составляют виды, относящиеся к одной региональной эколого-ценотической группе, т. е. виды, совместно встречающиеся (в пределах региона) в сходных экологических условиях, в сходных местообитаниях и соответственно в одном и том же наборе растительных сообществ (Пристяжнюк, 1996а).

Федерации выделяются при исследовании ряда локальных районов родного региона или (желательнее) при анализе синузий природно-климатических зон. Причем в первом случае исследователь имеет дело с географическими вариантами федераций.

Следующие 2 единицы — унион и социетет — наиболее часто встречаются в работах, анализирующих лишайниковые синузии. Некоторые исследователи выделяют унионы по доминирующим, а социететы — по содоминирующим видам (Норин, 1976, 1979; Антонова, 1980; Отнюкова, 1986), что приводит к созданию большого числа унионов. Другие — при выделении унионов решающую роль отводят характерным видам и(или) жизненным формам, а социететы выделяют по доминантам с учетом остального видового состава (Трасс, 1964, 1968, 1981а, б; Сымермаа, 1970; Водопьянова, 1973; Седельникова, 1973 (в более поздних работах Н. В. Седельникова отказалась от выделения классификационных единиц синузий); Корчагин, 1976; Андреев, 1979; Константинова, 1980; Будаева, 1989; Горшков, 1986; Гудошников, 1986).

Выделение синузий ранга социететов по доминирующим видам, как правило, не вызывает особых затруднений. Сложнее процедура объединения социететов в унионы по характерным видам. Данная трудность часто связана как с маловидовым составом конкретных синузий, так и с широкой синэкологической амплитудой многих видов. Это часто приводит к тому, что один и тот же вид эвритопного лишайника может быть характерным для целого ряда различных синузий. В определении синузии ключевое положение занимает критерий однородности жизненных форм. Поэтому при выделении основной единицы синузий — униона — данный критерий также можно использовать как основополагающий, т. е. входящие в унион социететы должны иметь сходные господствующие жизненные формы. Что касается критерия сходности видового состава объединяемых в унион социететов, то его лучше оценивать не по характерным видам, а по комбинации наиболее константных видов.

В случае изолированного произрастания группировки лишайников могут рассматриваться и классифицироваться как самостоятельные растительные сообщества. Особенно это относится к сообществам эпилитных лишайников и с некоторыми оговорками — к группировкам эпифитов. Но и в этом случае структуры данных лишайниковых фитоценозов в случае выраженной их микроярусности или мозаичности можно исследовать далее синузиальным методом.

Лишайники, растущие совместно на одной пробной площадке, относятся к одной синузии, за исключением того случая, когда выделяются 2 или более хорошо выраженных микояруса.

Приводим описание методики изучения и классифицирования напочвенных лишайниковых синузий.

Полевой этап исследований

1. В пределах пробной площадки описания фитоценоза закладывался ряд более мелких площадок, охватывающих все разнообразие глазомерно различаемых лишайниковых группировок. Пробные площадки описания синузии обычно закладывались

размером 30 × 30 см и располагались таким образом, чтобы каждая площадка находилась в пределах однородной лишайниковой группировки (пятна).

2. При описании отмечали расположение площадки в микро(нано)рельефе, общее проективное покрытие лишайников, полный видовой состав лишайников, проективное покрытие каждого вида в процентах, микроярусность, жизненную форму и прочие особенности.

Классифицирование лишайниковых синузий

Выделение синузий ранга социетета

Описания лишайниковых синузий попарно сравнивались по проективному покрытию видов с использованием формулы эвклидова расстояния, строилась дендрограмма. Синузиям, обособившимся в один кластер дендрограммы, присваивался ранг социетета.

Выделение синузий ранга униона

В сводной таблице каждого социетета виды располагались по жизненным формам (Пристяжнюк, 1996б).

Вычислялась общая встречаемость лишайников каждой жизненной формы в социетете. В каждом описании синузий вычислялось суммарное проективное покрытие лишайников каждой жизненной формы. Вычислялось суммарное среднее проективное покрытие в социетете лишайников каждой жизненной формы. Оно рассчитывалось как отношение суммы процентов проективных покрытий видов данной жизненной формы в описаниях социетета к числу описаний данного социетета, в которых жизненная форма встречена. Вычислялась активность жизненных форм. Активность рассчитывалась как квадратный корень от произведения встречаемости на среднее проективное покрытие (Малышев, 1973). Социететы попарно сравнивались друг с другом по активности жизненных форм с использованием формулы эвклидова расстояния. На основе величин эвклидова расстояния между социететами строилась дендрограмма. Обособившиеся на ней кластеры объединили социететы, в которых преобладают (доминируют) виды одной или нескольких совместно встречающихся в описаниях жизненных форм, что обусловило биоморфологическую и экологическую однородность синузий выделенных кластеров. Проводился анализ видового состава социететов каждого кластера. В случае сходного состава наиболее константных видов данные социететы объединялись в один унион. В противном случае социететы, сильно отличающиеся флористически, выделялись в самостоятельные унионы. Этой процедурой достигалась флористическая однородность унионов.

Выделение синузий ранга федерации

На основе анализа совместной встречаемости и обилия видов лишайников в описаниях растительных сообществ выделялись региональные эколого-ценотические группы (Пристяжнюк, 1996а). Производилось определение преимущественной принадлежности лишайников (прежде всего доминирующих и наиболее константных видов) каждого униона к той или иной региональной эколого-ценотической группе. На основе данного анализа и учета экологических особенностей каждого униона в целом выделялись синузии ранга федераций. Они объединили унионы, сходные по своим эколого-ценотическим особенностям.

Выделение синузий ранга формиона

Проводился анализ географического распространения синузий. После установления преимущественной приуроченности унионов федерации к ботанико-географичес-

кой зоне, подкрепленной анализом спектров географических элементов слагающих их видов (прежде всего доминирующих и наиболее константных), производилось отнесение федерации к тому или иному формиону.

Ниже приводится система напочвенных синузий лишайников субарктических тундр п-ова Ямал. Названия синузиям ранга социетета и униона даны по наиболее константным видам прежде всего из числа доминантов.

ФОРМИОН АРКТИЧЕСКИХ И АРКТОАЛЬПИЙСКИХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии, распространенные преимущественно в Арктике и в высокогорьях. Подразделяется на 2 федерации.

ФЕДЕРАЦИЯ КРИОФИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии дренированных экспонированных местообитаний с доминированием преимущественно криофильных лишайников. Включает 4 униона.

УНИОН Alectoria ochroleuca—A. nigricans—Bryocaulon divergens—Bryoria nitidula

Объединяет синузии с доминированием криофильных арктоальпийских лишайников, относящихся к группе нитевидных и угловатолопастных жизненных форм. Унион характеризуется циркумполярным арктоальпийским распространением. В районе исследований обычен в типичных тундрах, на юге полуострова встречается реже. В рельефе обычно занимает экспонированные, подверженные сильному действию ветра элементы с почти отсутствующим снежным покровом. Синузии униона обычны на неразвитых почвах на дренированных песчаных грунтах и часто индицируют сукцессионный статус сообществ.

Унион характерен для ракомитриево-кустарничково-лишайниковых, ерниково-лишайниково-дикрановых, а на юго-западе территории и для щебнистых кустарничково-лишайниковых тундр. В данных сообществах унион играет роль одной из основных ценозообразующих синузий, в разных пропорциях сочетаясь с моховыми, кустарничковыми, травяными, а также с лишайниковыми синузиями других унионов. В максимуме своего покрытия унион образует основу лишайниковых (кустарничково-лишайниковых) сообществ, обычно упоминаемых в литературе как «алекториевые тундры».

Унион представлен 6 социететами: 1. Bryocaulon divergens—Alectoria nigricans. 2. Bryocaulon divergens. 3. Alectoria ochroleuca—A. nigricans. 4. Alectoria ochroleuca. 5. Alectoria nigricans. 6. Bryoria nitidula.

УНИОН Flavocetraria nivalis—Asahinea chrysantha—Parmelia omphalodes

Объединяет синузии с доминированием криофильных арктоальпийских лишайников, большей частью относящихся к группе рассеченно- и мелколопастных жизненных форм. Синузии униона широко распространены по всему району исследований, предпочитая территории с песчаными и щебнистыми грунтами. Представлен унион преимущественно на крайне дренированных, открытых водораздельных участках. Часто социететы униона выступают в качестве основных ценозообразующих синузий в различных кустарничково-лишайниковых тундрах на краевых частях водораздельных увалов, на щебнистых россыпях и на зарастающих песчаных раздувах.

Унион имеет циркумполярное арктоальпийское распространение. В районе исследований представлен 4 социететами: 7. Flavocetraria nivalis—Sphaerophorus globosus—C. nigricans. 8. Flavocetraria nivalis. 9. Asahinea chrysantha. 10. Parmelia omphalodes.

УНИОН Ochrolechia frigida—O. upsaliensis—Lecanora epibryon—Cladonia coccifera—Lopadium pezizoideum

В данный унион отнесены социететы с доминированием преимущественно накипных лишайников, наиболее приспособленных к экстремальным арктическим условиям. Бо́льшая часть входящих в унион социететов широко распространена в открытых действию ветров местообитаниях с почти полным отсутствием снежного покрова зимой и с эродированными почвами. Синузии образуют лишайниковую корку на бровках водораздельных увалов, преимущественно на краях пятен обнаженного грунта в бугорковато-медальонных кустарничково-лишайниковых тундрах, на краях зарастающих песчаных раздувов в лишайниково-мохово-кустарничковых тундрах, а также на обнаженных вертикальных поверхностях микрообрывов на склонах с активным протеканием криосолифлюкционных процессов.

Географическими фациями данного униона, возможно, являются выделенный на западном Таймыре Трассом (1981б) унион накипных лишайников Toninia lobulata—Lopadium pezizoideum, заселяющий пятна открытого грунта, а также описанный T. Brossard с соавт. (1984) на Шпицбергене «Ochrolechia frigida-type», заселяющий вершинки криотурбационных бугорков. Синузии накипных лишайников на криогенных полигонах на Земле Франца-Иосифа, состав доминантов которых охарактеризован в работе В. Д. Александровой (1969), также могут рассматриваться как географическая фация униона.

Унион представлен 8 социететами: 11. Pertusaria coriacea. 12. Pertusaria panyrga—Cladonia coccifera—Ochrolechia frigida. 13. Lecanora epibryon—Ochrolechia upsaliensis—O. frigida. 14. Ochrolechia upsaliensis. 15. Ochrolechia frigida. 16. Ochrolechia androgyna. 17. Varicellaria rhodocarpa. 18. Baeomyces carneus.

УНИОН Thamnolia vermicularis—Flavocetraria cucullata

Объединяет синузии с доминированием кустистых вздуто-слоевищных и плосколопастных суженнолопастных лишайников. Унион распространен по всему району исследований. В него вошли 3 социетета, встречающиеся в различных кустарничково-лишайниково-моховых тундрах. За пределами Ямала унион имеет арктоальпийское распространение. Возможно, географическими фациями данного униона являются выделенные M. G. See (1978) синузии Cetraria cuccullata—Dactylina arctica—Cetraria nivalis в Юконе и Cetraria cucullata—Thamnolia subuliformis—Cetraria tilesii в Альберте. Распространен унион и в полярных пустынях Таймыра, где в ряде полигонально-трещиноватых тундр роль основных доминантов выполняют *Thamnolia subuliformis* и *Flavocetraria cucullata* (Матвеева, 1979). Социететы униона: 19. Thamnolia vermicularis. 20. Thamnolia subuliformis. 21. Flavocetraria cucullata—Cetraria islandica.

ФЕДЕРАЦИЯ МЕЗОФИЛЬНО-ПСИХРОФИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии холодных сырых местообитаний. Включает 3 униона.

УНИОН Cetrariella delisei—C. fastigiata—Arctocetraria andrejevii—Cetraria islandica

Объединяет синузии с доминированием влаголюбивых холодоустойчивых лишайников преимущественно кустистой плосколопастной расширеннолопастной формы.

Синузии униона распространены по всему району исследований. В них доминируют арктические, арктоальпийские, а также бореальные виды широкого распространения. На севере территории более активны социететы с арктическими и арктоальпийскими доминантами, к югу их роль в растительном покрове ослабевает, но возрастает активность синузий с доминантами бореального элемента.

Синузии униона занимают различные отрицательные элементы мезо- и микрорельефа, часто играя большую роль в сложении различных осоково-моховых, кустар-

ничково-моховых, кустарничково-лишайниково-моховых сообществ, придавая им черновато-бурый аспект. Местообитания униона очень сырые, часто значителен фактор нивальности.

Унион представлен 6 социететами: 22. Cetrariella delisei—C. fastigiata—Arctocetraria andrejevii. 23. Cetrariella fastigiata. 24. Arctocetraria andrejevii. 25. Cetrariella delisei. 26. Cetraria islandica. 27. Cetraria islandica—Cladonia ecmocyna.

УНИОН Siphula ceratites

Включает в себя один социетет: 28. Siphula ceratites—Cetrariella delisei.

Синузия нами встречалась только в типичных тундрах. Характерна для понижений бугристо(грядово)-мочажинных тундрово-болотных комплексов, встречающихся в котловинах спущенных и осушающихся озер в ландшафтах с песчаными грунтами. Входит в состав дрепанокладусово-круглоосоково-сифулевых болот. Синузии имеют своеобразный внешний вид — четко выделяющиеся на черном фоне белые палочковидные слоевища сифули.

УНИОН Stereocaulon rivulorum

Включает в себя один социетет: 29. Stereocaulon rivulorum.

В данной синузии преобладает кустисто разветвленная жизненная форма, но в силу экологической специфичности ее местообитаний и из-за отсутствия в синузии комплекса видов, обычных для униона Cladina rangiferina—C. arbuscula—C. stellaris—Cladonia amaurocraea, данная синузия нами выделена в отдельный унион.

ФОРМИОН БОРЕАЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии, распространенные преимущественно в лесной зоне, но также встречающиеся в тундровой зоне и в высокогорьях. Подразделяется на 2 федерации.

ФЕДЕРАЦИЯ КСЕРОМЕЗОФИЛЬНО-МЕЗОФИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии преимущественно умеренно сухих, хорошо прогреваемых солнцем местообитаний.

Включает 3 униона.

УНИОН Cladina rangiferina—C. arbuscula—C. stellaris—Cladonia amaurocraea

Объединяет синузии с доминированием мезофильных и ксеромезофильных лишайников кустисто разветвленной жизненной формы. Унион является одной из наиболее распространенных в Северной Евразии, на Аляске и в Канаде лишайниковых синузий, играя большую роль в растительных сообществах в лесной зоне, а также в тундрах и высокогорьях. Большинство синузий униона предпочитает умеренно сухие, прогреваемые местообитания с рано стаивающим снегом. Бóльшая часть доминантов экологически очень пластична, что позволяет им принимать активное участие в сложении значительного числа растительных сообществ.

В районе исследований унион широко представлен как в северных, так и в южных субарктических тундрах, образуя вместе с моховыми и кустарничковыми синузиями нижний ярус в различных кустарничково-лишайниковых, кустарничково-лишайниково-моховых, ерниково-лишайниковых тундрах и в лиственничных редколесьях. Наиболее велика роль униона в растительном покрове в ландшафтах с песчаными грунтами. В максимуме своего проективного покрытия унион образует в тундровой зоне и в высокогорьях кустарничково-лишайниковые сообщества, часто именуемые в литературе как ягельные, кладониевые, или кладиновые, тундры, а в лесной зоне — как кладониевые боры, боры беломошники.

Унион в районе исследований представлен 16 социететами: 30. Cladina rangiferina—C. arbuscula. 31. Cladina rangiferina—C. stellaris. 32. Cladina rangiferina—C. mitis. 33. Cladina rangiferina. 34. Cladina arbuscula. 35. Cladonia uncialis. 36. Cladonia amaurocraea. 37. Cladonia crispata. 38. Cladina stellaris. 39. Cladonia gracilis subsp. elongata. 40. Stereocaulon paschale. 41. Stereocaulon alpinum. 42. Stereocaulon alpinum—Cetraria islandica. 43. Sphaerophorus globosus. 44. Sphaerophorus globosus—Ochrolechia frigida. 45. Sphaerophorus fragilis.

УНИОН Peltigera malacea—P. rufescens—P. didactyla

Объединяет синузии с доминированием ксеромезофильных и мезофильных лишайников, относящихся к группе рассеченно- и мелколопастных жизненных форм. В пределах данной группы жизненных форм доминирующие виды относятся к подгруппам рассеченнокурчаволопастных и ракушковидновогнутых лишайников.

Синузии униона распространены по всему району исследований, преобладая в южных субарктических тундрах. Предпочитают в основном южные прогреваемые склоны, зимой укрытые глубоким, снежным покровом. Унион по преобладающей жизненной форме (взятой на уровне группы) близок к униону Flavocetraria nivalis-Asahinea chrysantha—Parmelia omphalodes, но на уровне подгрупп резко отличается от него. Унион представлен 4 социететами: 46. Peltigera malacea. 47. Peltigera rufescens. 48. Peltigera didactyla. 49. Solorina crocea. (Социететы № 48 и 49 к данному униону отнесены предварительно).

УНИОН Cladonia coccifera—C. chlorophaea—C. pyxidata—C. acuminata

Объединяет синузии с доминированием лишайников чешуйчато-кустистой с преобладанием плагиотропной части слоевища жизненной формой. Синузии униона произрастают преимущественно на обнаженных различными эрозионными процессами грунтах. Чаще всего это вертикальные поверхности микрообрывчиков на крутых склонах с активным протеканием криосолифлюкционных процессов, обнаженные оползнями глинистые склоны, а также другие обнажения грунта в различных тундровых сообществах.

Подобно тому как преобладающая в данном унионе жизненная форма является промежуточной между кустистой и чешуйчатой, так и сам унион носит переходный характер между синузиями накипных и кустистых лишайников. Унион представлен 8 социететами: 50. Cladonia coccifera—C. chlorophaea. 51. Cladonia coccifera. 52. Cladonia chlorophaea. 53. Cladonia cariosa—C. chlorophaea. 54. Cladonia pyxidata. 55. Cladonia acuminata—C. coccifera—C. chlorophaea. 56. Baeomyces roseus—Cladonia pyxidata—C. coccifera. 57. Biatora vernalis—Cladonia chlorophaea—C. coccifera.

ФЕДЕРАЦИЯ МЕЗОФИЛЬНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ

Объединяет синузии умеренно влажных местообитаний с глубоким снежным покровом, рано стаивающим в весенний период.

Включает 3 униона.

УНИОН Peltigera leucophlebia—P. scabrosa—P. aphthosa—P. canina

Объединяет синузии с доминированием умеренно влаго- и теплолюбивых листоватых широколопастных лишайников. Унион распространен по всему району исследований, но более широко представлен и активен в растительном покрове южных субарктических тундр. Предпочитает сырые местообитания с глубоким зимним снежным покровом, довольно рано стаивающим в весенне-летний период. В растительности синузии униона играют наибольшую фитоценотическую роль в различных моховых тундрах, в кустарниковых сообществах и в лиственничных редколесьях.

Многие социететы монодоминантные, и их синузии часто одновидовые. Унион в районе исследований представлен 14 социететами: 58. Peltigera leucophlebia—P. aphthosa. 59. Peltigera scabrosa—P. leucophlebia. 60. Peltigera leucophlebia—P. canina. 61. Peltigera leucophlebia. 62. Peltigera scabrosa. 63. Peltigera canina—P. scabrosa. 64. Peltigera scabrosa—P. aphthosa. 65. Peltigera aphthosa. 66. Peltigera polydactyla. 67. Peligera canina. 68. Nephroma arcticum. 69. Nephroma expallidum. 70. Stereocaulon alpinum—Nephroma expallidum. 71. Lobaria linita.

УНИОН Cladonia macroceras—C. pleurota—C. fimbriata—C. gracilis

Объединяет синузии с доминированием лишайников, относящихся к группе жизненных форм чешуйчато-кустистых лишайников с преобладанием ортотропной части слоевища. Унион широко распространен по всему району исследований и обычен в различных моховых, кустарниковых и лиственничных сообществах. Синузии предпочитают более или менее влажные местообитания. Унион представлен 11 социететами: 72. Cladonia macroceras. 73. Cladonia bellidiflora—C. amaurocraea. 74. Cladonia fimbriata. 75. Cladonia ecmocyna—Peltigera scabrosa. 76. Cladonia cornuta. 77. Cladonia cenotea—C. sulphurina. 78. Cladonia stricta. 79. Cladonia gracilis. 80. Cladonia pleurota. 81. Cladonia cyanipes. 82. Stereocaulon glareosum.

УНИОН Icmadophila ericetorum

Включает один социетет: 83. Icmadophila ericetorum. Данный социетет выделен нами в отдельный унион, а не объединен с синузиями других накипных лишайников вследствие его значительной экологической и флористической обособленности. Синузия очень влаголюбива, образует поверх сфагновой дернины беловато-розоватые пятна диаметром 30—60 см с покрытием лишайников в их пределах от 40 до 100 %. На Ямале синузия редка и встречается главным образом в южных субарктических тундрах. Социетет встречается в багульниково-морошково-сфагновых тундрах и в плоскобугристо-полигональных тундрово-болотных комплексах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. С. 47—60.

Андреев М. П. Лишайниковые синузии в лиственничнике у верхней границы леса в Анюйском нагорье // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 646—653.

Антонова И. М. Характерные эпилитные лишайниковые синузии горы Вудъяврчорр (Хибины) и их роль в растительном покрове // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 87—95.

Блюменталь И. X. О монографическом изучении высокогорных формаций // Проблемы ботаники. 1960. Т. 5. С. 11—17.

Блюменталь И. X., Кирикова Л. А. Геоботанический очерк формации остреца ложнопырейного (*Agropyrum pseudoagropyrum* (Trin.) Franch.) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1960. Вып. 48. № 290. С. 42—125.

Будаева С. Э. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск, 1989. 104 с.

Водопьянова Н. В. Основные лишайниковые группировки Горной Шории // Водоросли, грибы и лишайники лесной и лесостепной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 119—127.

Горшков В. В. Эпифитные лихеносинузии сосновых лесов Кольского полуострова (формирование, экология, влияние антропогенных факторов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 21 с.

Гудошников С. В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск, 1986. 192 с.

Константинова Н. А. Основные синузии печеночников Хибин и их роль в растительном покрове // Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты, 1980. С. 96—107.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. 320 с.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 5—27.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1976. 44 с.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Отнюкова Т. Н. Классификация синузий мхов напочвенного покрова лесных фитоценозов // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 740—749.

Пристяжнюк С. А. Региональные эколого-ценотические группы напочвенных лишайников субарктики Ямала // Сиб. экол. журн. 1996а. № 6. С. 517—525.

Пристяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 3. С. 34—42.

Седельникова Н. В. Лишайники Горной Шории: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1973. 20 с.

Сымермаа А. А. Экология и ценология эпифитных лишайников в основных типах леса Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1970. 31 с.

Трасс Х. Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Изучение растительности острова Саарема. Тарту, 1964. С. 82—110.

Трасс Х. Х. Анализ лихенофлоры Эстонии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1968. 80 с.

Трасс Х. Х. Некоторые вопросы изучения лишайниковых синузий Арктики // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты, 1981а. С. 70—72.

Трасс Х. Х. Проблемы синузиальной синтаксономии лишайниковых группировок // Флористические критерии при классификации растительности: Тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Уфа, 1981б. С. 158—159.

Barkman J. J. Synusiae approaches to classification // Handbook of vegetation science. Groningen, 1973. Vol. 5. P. 435—491.

Brossard T., Deruelle S., Nimis P. L., Petit P. An interdisciplinary approach to vegetation mapping on lichen-dominated systems in high-arctic environment, Ny Alesund (Svalbard) // Phytocoenologia. 1984. Vol. 12. N 4. P. 433—453.

Du Rietz G. E. Classification and nomenclature of vegetation // Svensk. Bot. Tidskr. Uppsala. 1930. Bd 24. P. 489—503.

Klement O. Prodromus der Mitteleuropäischen Flechtengesellschaften // Fedd. Rep. Beih. 1955. Bd 135. S. 5—194.

See M. G. Alpine macrolichen vegetation in the Canadian Cordillera of Alberta and Yukon. Edmonton, 1978. M. Sc. thesisis. 228 p.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 4 XI 1998

SUMMARY

Authors views on classification units of the lichen synusia and on the methodical approaches of their singling out are presented. Methods of singling out and classification of epigeal lichen synusia used for the investigation of lichen cover structure in the Yamal Peninsula subarctic tundra are described. The system of epigeal lichen synusia of the Yamal subarctic including two formions, 4 federations, 13 unions and 83 societetes is given. The ecological and coenotic characteristics of the main synusia with the notes on their distribution on the investigated territory as well as outside of it are given.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 (581.66)

© А. А. Андреев, М. М. Певзнер

ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НИЗОВИЙ РЕКИ КАМЧАТКИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 6000 ЛЕТ

A. A. ANDREEV, M. M. PEVZNER. VEGETATION DYNAMICS OF THE LOWER REACHES OF KAMCHATKA RIVER DURING LAST 6000 YEARS

Данные, полученные в результате палинологического, радиоуглеродного, ботанического и тефрохронологического исследования торфяника в низовьях р. Камчатки, дополняют представления о характере изменений растительности за последние 6000[1] лет. Локальные изменения обусловлены климатическими и местными гидрологическими процессами, а также воздействием вулканических пеплов.

Ключевые слова: голоцен, динамика растительности, Камчатка.

Первые представления о динамике ландшафтно-климатических изменений в низовьях р. Камчатки (рис. 1) даны в работах О. А. Брайцевой с соавт. (1968, 1973). Исследования показали, что во 2-й половине голоцена в этом районе преобладали заросли ольховника. Во время климатического оптимума голоцена, нижняя граница которого проводится на уровне $6000^{14}C$ лет назад, усиливается роль древесной растительности (берез секций *Costatae* и *Albae*).

В настоящей работе представлены данные, полученные при палинологическом, ботаническом и радиоуглеродном анализе торфа в урочище Черный Яр. Результаты тефрохронологических исследований (исследований пеплов) и более подробная информация о данных радиоуглеродного датирования опубликованы в статье М. М. Певзнер с соавт. (1997).

Богатая травянисто-моховая растительность болот и заболоченных лугов представляет собой оптимальный субстрат для захоронения выпадающей тефры, препятствуя ее переотложению. Быстрое накопление торфа способствует сохранению даже маломощных пеплов. Вулканические пеплы хорошо прослеживаются в торфяных слоях по разрезу. Всего было выявлено более 30 горизонтов погребенных пеплов различной мощности: от линзочек тонкой светлой тефры и тонких слоев тонкозернистых песков в одно зерно до горизонтов тефры мощностью 7 см. Преобладают 1—2 см прослои тонких палевых пеплов с примесью разнозернистого песка, мелкого гравия и, единично, пемзовых включений диаметром до 1.2 см.

Выпадающие пеплы погребали травянистую, а в отдельных случаях и кустарничковую растительность. При этом пирокластический материал, лишенный биогенной составляющей, не только не «загрязнял» датируемый горизонт привнесенным углеродом, но и препятствовал миграции гуминовых веществ. Таким образом, радиоуглеродная дата, полученная непосредственно под вулканогенным горизонтом, примерно соответствует времени самого извержения, а дата над ним фиксирует время начала формирования нового слоя торфа.

Описание разреза

Разрез Черный Яр представляет собой 2.5—3 м торфяные обрывы, тянущиеся на 0.5 км вдоль обоих берегов р. Камчатки в 17—18 км выше ее устья. В основании

[1] Возраст радиоуглеродный.

Рис. 1. Карта района работ.

• — разрез Черный Яр.

торфяника залегают коричневато- и серовато-сизые плотные суглинки, обогащенные органикой. Их максимальная видимая мощность до уреза реки около 0.5 метра. В геоморфологическом отношении Черный Яр является высокой поймой р. Камчатки, сложенной пойменной фацией аллювия, состоящей из пачки суглинков в основании и торфяника в верхней части разреза.

Поверхность торфяника в ближайших окрестностях разреза представляет собой слабо заболоченный луг с преобладанием осоковых (*Carex*, *Trichophorum caespitosum*), злаков (*Calamagrostis langsdorffii*, *Phragmites australis*), разнотравья (*Comarum palustre*, *Ranunculus*, *Viola*). Встречаются участки, покрытые голубикой, шикшей, сфагновыми и зелеными мхами. Редкие кусты ольховника (*Alnus fruticosa*) и ив также обычны в пойме реки.

Образцы были отобраны из ненарушенной стенки толщи отложений послойно (Певзнер и др., 1997). Образцы для палинологического анализа были подготовлены по стандартной методике (Гричук, Заклинская, 1947). Определение остатков растений в торфе было выполнено в Производственно-геологическом объединении «Торфгеология».

Результаты исследований

Результаты изучения образцов торфа и подстилающих суглинков представлены на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 2) и диаграмме ботанического состава (рис. 3). Возраст изменений растительного покрова был детально прослежен благодаря радиоуглеродному датированию каждого образца.

Согласно данным диатомового анализа накопление осадков нижнего слоя сизых суглинков происходило в евтрофно-олиготрофном водоеме с проточным режимом,

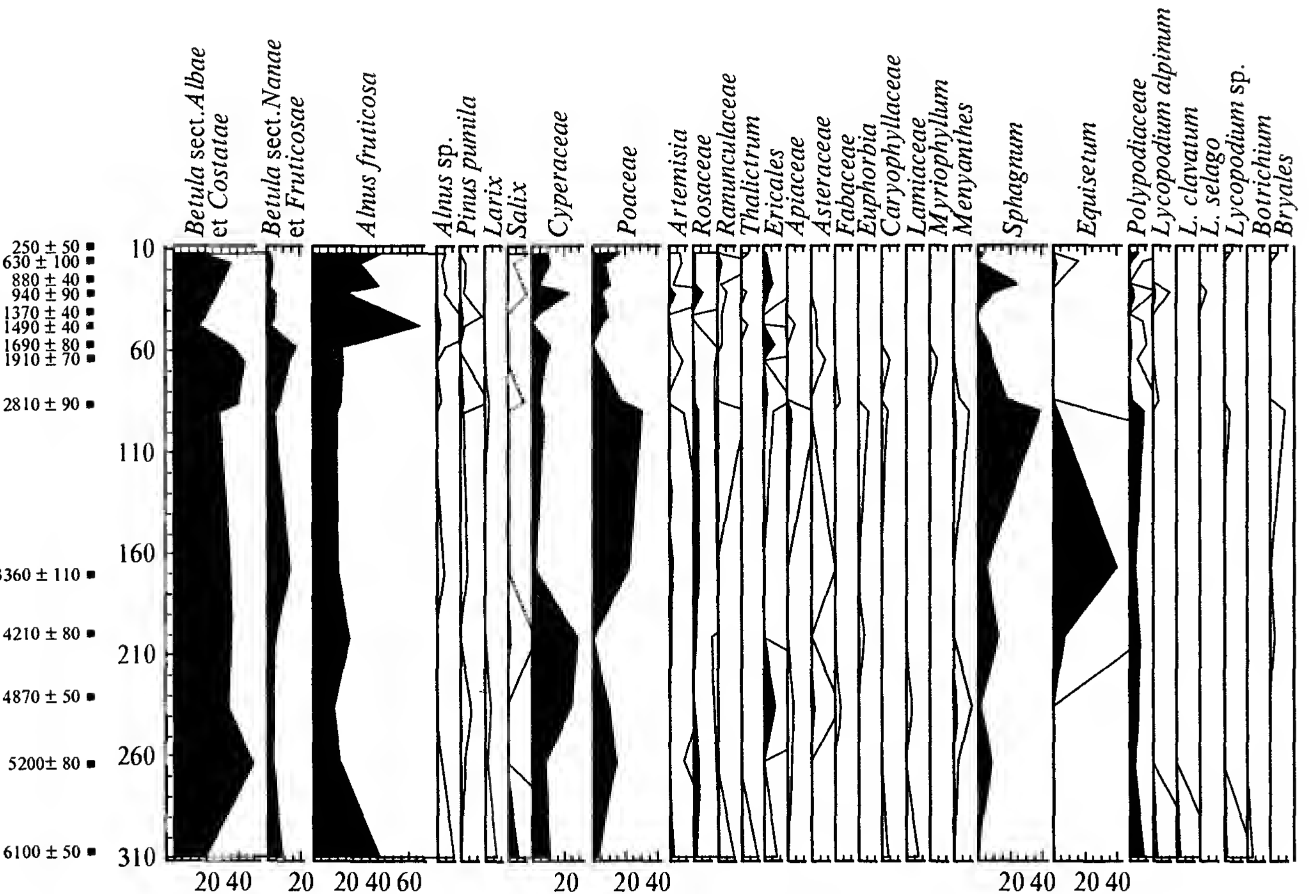


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза.

По вертикали — глубина, см; слева — радиоуглеродные даты, года.

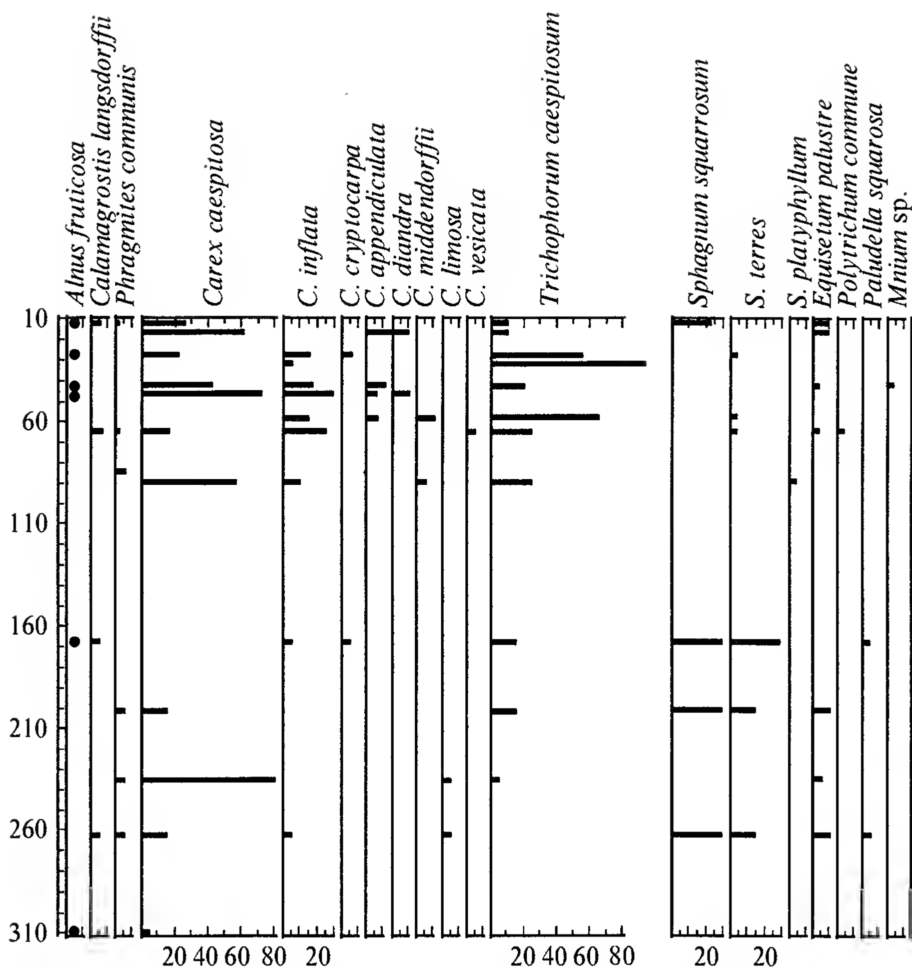


Рис. 3. Диаграмма ботанического состава торфа.

• — единичные находки остатков ольховника. По вертикали — глубина, см.

вероятно в речной старице (Брайцева и др., 1973). Данные пыльцевого анализа показывают, что во время накопления старичных отложений в долине реки господствовали заросли кустарниковой ольхи (*Alnus fruticosa*) с участием ив, в травянистом ярусе преобладали злаки и осоки. Находки макроостатков ольховника, датированные 6100 ± 50 лет назад (ГИН-6329), и вейника (*Calamagrostis langsdorffii*) подтверждают эти выводы. В окружающей растительности преобладали леса из берез секций *Costatae* и *Albae* (по всей вероятности, *Betula ermanii* и *B. platyphylla*) с участием карликовых берез и ольховника, в их составе определенное участие принимала лиственница. В травянистом ярусе также преобладали злаки и осоки. Согласно радиоуглеродной дате 6070 ± 70 лет назад (ГИН-291), полученной для базальных слоев торфа (Брайцева и др., 1973), начало торфонакопления на высокой пойме в урочище Черный Яр можно уверенно датировать около 6000 лет назад, что совпадает с началом голоценового климатического оптимума в Северной Евразии (Хотинский, 1977; Егорова, 1982; Хоментовский, 1995).

Пыльцевые спектры, датированные 5200 ± 80 лет назад (ГИН-6328), показывают, что участие древесных берез в растительности значительно выросло, что отражает более теплый климат этого этапа. Появление пыльцы кедрового стланика также

может служить свидетельством более благоприятных климатических условий. На поверхности торфяника господствовали сфагновые мхи (*Sphagnum squarrosum* и *S. teres*), болотный хвощ, вейник, тростник и осоки (*Carex caespitosa*, *C. inflata*, *C. middendorfii*), формируя низинный травяно-сфагновый торф.

Около 4800 лет назад на поверхности торфяника преобладали осоки (*C. caespitosa*, *C. limosa*), пухонос (*Trichophorum caespitosum*), хвощ и тростник. Остатки осокового низинного торфа, накопившиеся в это время, были датированы 4870 ± ± 80 лет назад (ГИН-6327а) и 4740 ± 90 лет назад (ГИН-6327б).[2] Господство осок свидетельствует о смене местных гидрологических условий на более влажные, что отражает, вероятно, постоянное затопление высокой поймы в это время. Наличие маломощных глинистых и суглинистых прослоев также свидетельствует о периодическом непродолжительном заливании пойменного торфяника. В составе лесной растительности существенных изменений не произошло.

Состав пыльцевых спектров, датированных 4170 ± 80 лет назад (ГИН-6326а) и 4210 ± 80 лет назад (ГИН-6326б), показывает некоторое усиление роли кустарниковых берез, ольховника, осок и сфагновых мхов. Подобные изменения говорят об ухудшении климатических условий. Ботанический состав торфа отражает смену ценозов на поверхности торфяника. Появление сфагновых мхов и уменьшение роли осок свидетельствуют о том, что торфяник вновь вышел из зоны постоянного подтопления паводковыми водами, что может свидетельствовать о значительном уменьшении количества осадков (и соответственно уровня реки) в это время.

Пыльцевые спектры, накопившиеся около 3900 лет назад (3840 ± 40 лет назад (ГИН-6325а) и 4020 ± 40 лет назад (ГИН-6325б)), отражают усиление роли кустарниковой березки, злаков и хвощей в растительном покрове. Находки древесины ольховника в торфе говорят о его произрастании непосредственно на поверхности торфяника, что может отражать дальнейшее снижение уровня реки (и соответственно менее влажные условия в пойме).

Исследования слоя торфа, накопившегося около 2800—3300 лет назад (2820 ± ± 80 лет назад (ГИН-6324а) и 3360 ± 110 лет назад (ГИН-6324б)), показывают, что на поверхности болота безраздельно доминировали осоки с небольшим участием сфагновых мхов. В окружающем растительном покрове преобладали березовые леса с участием лиственницы, в подлеске которых господствовали карликовые березки и ольховник, в травянистом ярусе преобладали злаки и осоки.

Выпадение 3-х см слоя пепла вулкана Шивелуч около 2800 лет назад (2810 ± 90 лет назад (ГИН-6323)) вызвало снижение роли пыльцы трав, спор мхов и папоротников в спектрах, отражая их угнетенное состояние в растительном покрове. Эти изменения свидетельствуют о том, что травянистая растительность более чутко реагирует на пеплопады, нежели древесная. Их влияние может быть связано с простым механическим воздействием (погребение низкорослых растений), а также возможным неблагоприятным химическим воздействием на почву.

Пыльцевые спектры из слоев торфа, датированных 1910 ± 70 лет назад (ГИН-6322а) и 1890 ± 40 лет назад (ГИН-6322б), свидетельствуют о растительном покрове, почти аналогичном современному.

Пепел вулкана Ксудач (около 1800 лет назад), расположенного на Южной Камчатке, оказал слабое воздействие как на окружающую растительность, так и на растительный покров самого торфяника. Смена доминантов среди осок (исчезновение *Carex caespitosa*, *C. vesicata*, появление *C. midendorfii* и *C. appendiculata*) около 1700 лет назад (1690 ± 80 лет назад (ГИН-6321)) отражает, вероятно, лишь внутреннюю динамику растительных сообществ.

Согласно находкам макроостатков и пыльцевым данным из слоев торфа, датированным 1490 ± 40 лет назад (ГИН-6320а) и 1640 ± 120 лет назад (ГИН-6320б), заросли

---

[2] Радиоуглеродные даты из одного образца получены по двум щелочным вытяжкам: холодной и горячей. Разброс дат показывает время формирования самого образца — более древняя дата показывает время начала накопления горизонта, более молодая — время окончания.

ольховника были широко распространены в урочище Черный Яр. На поверхности болота господствовали осоковые ценозы.

Судя по спорово-пыльцевым спектрам из слоя, датированного 1370 ± 40 лет назад (ГИН-6319), пеплы, выпавшие около 1500 лет назад, также не оказали существенного влияния на растительные сообщества. Изменения доминантов в ценозах торфообразователей связаны, скорее, с динамикой растительных сообществ.

Около 900 лет назад (940 ± 40 лет назад (ГИН-6318)) участие ольховника в растительности уменьшается, что находит отражение в существенном уменьшении содержания его пыльцы в спектрах и отсутствии макроостатков в торфе. На поверхности болота почти безраздельно доминировали пухоносовые ценозы (*Trichophorum caespitosum*).

Последующее изменение состава торфообразователей (появление сфагновых мхов и снижение господства пухоноса), зафиксированное в слое торфа, датированном 760 ± 50 лет назад (ГИН-6317а) и 880 ± 40 лет назад (ГИН-6317б), может быть вызвано как пеплом вулкана Шивелуч, выпавшим около 900 лет назад, так и местными гидрологическими изменениями.

Состав пыльцевого спектра и ботанический анализ торфа, датированного 630 ± 100 лет назад (ГИН-6316), отражают лишь небольшие изменения растительного покрова как на поверхности торфяника, так и вокруг.

Около 250 лет назад состав лесной растительности практически соответствовал современному. Изменения растительных ценозов на болоте (появление ольховника, вейника) отражают менее влажные условия, которые могли возникнуть как вследствие усиления дренированности территории, так и благодаря выпадению пеплов вулкана Шивелуч.

Заключение

Таким образом, сопряженный анализ спорово-пыльцевых спектров и макроостатков растений позволил получить данные как о региональных изменениях растительного покрова, так и об изменениях, связанных с общими глобальными климатическими процессами. Позднеатлантический оптимум голоцена (4500—6000 лет назад) хорошо фиксируется в изученных отложениях, так же как и похолодание на границе атлантического и суббореального периодов (4500 лет назад).

Выявленные локальные изменения обусловлены местными гидрологическими процессами и, вероятно, непосредственным воздействием вулканических пеплов. Вулканические пеплы, выпавшие в последние 6000 лет, обычно оказывали влияние на растительный покров, особенно на травянистую растительность, но в ряде случаев подобного влияния не отмечалось. Вероятнее всего, это связано как с разным химическим составом пеплов, так и с их различной мощностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брайцева О. А., Евтеева И. С., Лупикина Е. Г., Сулержицкий Л. Д. О расчленении и абсолютной геохронологии голоценовых торфяников Камчатки // ДАН СССР. Сер. геол. 1973. Т. 208. № 4. С. 916—919.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Евтеева И. С., Лупикина Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М., 1968. 227 с.

Гричук В. П., Заклинская Е. Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., 1947. 150 с.

Егорова И. А. История развития растительности Камчатки в позднем плейстоцене и голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 220—224.

Певзнер М. М., Пономарева В. В., Мелекесцев И. В. Черный Яр — реперный разрез голоценовых маркирующих пеплов северо-восточного побережья Камчатки // Вулканология и сейсмология. 1997. № 4. С. 3—18.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.
Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток, 1995. 227 с.

Институт географии РАН
Москва
Геологический институт РАН
Москва

Получено 17 IX 1996

SUMMARY

New palynological, radiocarbon, macrofossil and tephrochronological data were obtained from a peat site in the lower reaches of the Kamchatka River, Kamchatka Peninsula. The reconstructed vegetation changes reflect the climatic and hydrological fluctuations of the area during the past 6000 years. Some volcano ashes affected the local peatland vegetation and some did not, the difference being probably connected with the chemical composition of the ashes.

УДК 582.26 (574.5)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© А. А. Уланова

ВОДОРОСЛИ ЛИТОРАЛЬНЫХ И СУПРАЛИТОРАЛЬНЫХ ВАНН ОСТРОВА БОЛЬШОЙ СОЛОВЕЦКИЙ (БЕЛОЕ МОРЕ)

A. A. ULANOVA. THE ALGAE OF LITTORAL AND SUPRALITTORAL BATHS OF BOLSHOY SOLOVETSKY ISLAND (WHITE SEA)

Изучен видовой состав водорослей литоральных и супралиторальных ванн юго-западной части о-ва Большой Соловецкий (Онежский залив, Белое море). Обнаружено 145 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 82 родов и 6 отделов.
Ключевые слова: литоральные ванны, супралиторальные ванны, водоросли, Белое море.

Литоральные и супралиторальные ванны — водоемы с нестабильной соленостью.

Исследования по составу водорослей литоральных и супралиторальных ванн в Белом море немногочисленны. Некоторые сведения о диатомовых водорослях, встречающихся в поверхностном слое вод Малой Пирью-губы Белого моря, содержатся в работах И. А. Киселева (1939) и М. М. Забелиной (1939). В работе Н. Е. Лихачевой (1991) приведен видовой состав водорослей эстуария р. Нильма, впадающей в Белое море. Подробные исследования синезеленых водорослей Кандалакшского заповедника были проведены Р. Н. Беляковой (1996). За исключением этих районов, литораль островов Белого моря в отношении водорослей практически не изучена.

Цель настоящей работы состояла в изучении видового состава водорослей литоральных и супралиторальных ванн юго-западной части о-ва Большой Соловецкий.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили пробы водорослей, собранные летом 1995—1997 гг. на о-ве Большой Соловецкий на участке побережья от Переговорного Камня до кута губы Грязной. Пробы были взяты из 9 супралиторальных ванн (станции 31, 32, 41, 42, 46, 47—50) и 4 ванн верхнего горизонта литорали (станции 40, 43—45). При этом проводили измерения температуры, pH и солености воды в ваннах при помощи универсальных солеиометра HI9033 и pH-метра HI9024.

Юго-западная оконечность о-ва Большой Соловецкий омывается водами Печаковской Салмы, которая представляет собой часть Онежского залива Белого моря. Средняя соленость вод Белого моря в Печаковской Салме составляет 27 ‰.

Литораль о-ва Большой Соловецкий песчаного типа. Грунт во всех исследованных ваннах литорали и супралиторали представлял собой заиленный песок, иногда с отдельными крупными камнями (ст. 40, 44).

Собрано и обработано более 180 проб по общепринятой альгологической методике (Косинская, 1948; Голлербах, Полянский, 1951). Относительное обилие водорослей в препаратах оценивалось по шкале Вислоуха (Диатомовый анализ, 1949).

Таксономический список синезеленых водорослей составлен по системе J. Komárek, K. Anagnostidis (1986, 1989), Anagnostidis, Komárek (1988, 1990), диатомовых водорослей — по системе F. Round, R. Crawford, D. Mann (1990) и K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a,b). Для остальных отделов водорослей принята классификация, предложенная авторами книги «Водоросли. Справочник» (1989).

Результаты и их обсуждение

Соленость воды в супралиторальных ваннах изменяется от 0.32 до 3.0 ‰, в ваннах верхнего горизонта литорали — от 1.3 до 14.1 ‰. Температура воды в ваннах супралиторали изменяется от 7 до 30 °C, в верхнелиторальных ваннах — от 6 до 28 °C. Показатель pH вод в исследованных ваннах сдвинут в сторону слабощелочных значений и за время наблюдений изменялся очень слабо: от 7.0 (ст. 32) до 8.1 (ст. 49). Результаты измерений показателей воды в литоральных и супралиторальных ваннах и морфометрические параметры ванн приведены в табл. 1.

В изученных ваннах выявлено 130 видов и 15 внутривидовых таксонов водорослей (табл. 2), в том числе в супралиторали — 114 видов и внутривидовых таксонов водорослей, в верхнем горизонте литорали — 72.

Первое место по числу видов и внутривидовых таксонов водорослей занимает отдел *Bacillariophyta* (101, или 69 %), второе — *Chlorophyta* (21, или 13.4 %). Беднее всего представлены отделы *Euglenophyta* и *Dinophyta* (по 1 виду водорослей).

В ваннах супралиторали преобладали мелкие диатомовые *Staurosira construens*, *Staurosirella pinnata*, *Neofragilaria virescens* и *Achnanthes haukiana*. Их доля выше в местах, более защищенных от волнения. Для ванн верхнего горизонта литорали наиболее характерными видами являлись *Brebissonia lanceolata* и виды рода *Licmophora* (*Bacillariophyta*), *Spirulina tenuissima* (*Cyanophyta*), *Cladophora fracta* (*Chlorophyta*). *Cocconeis placentula* (*Bacillariophyta*) встречается с одинаковой частотой в

ТАБЛИЦА 1

Характеристика изученных литоральных и супралиторальных ванн

Станция	Размеры, см	Глубина, см	Соленость, ‰	Температура, °C	pH
31	70 × 120	30—40	0.46—1.5	10.0—25.0	7.8—8.0
32	30 × 50	50—60	0.5—3	9.0—28.0	7.0—7.9
41	40 × 70	40	0.42—1.7	12.0—30.0	7.7—7.9
42	60 × 40	40	0.32—1.5	12.0—28.0	7.5—7.9
46	50 × 70	40	0.32—1.6	8.0—29.0	7.5—8.0
47	40 × 80	50	0.43—1.5	7.0—27.0	7.6—8.0
48	60 × 80	50	0.5—1.6	10.0—25.0	7.6—7.9
49	50 × 75	50	0.5—1.6	10.0—25.0	7.7—8.1
50	40 × 80	50	0.4—1.5	10.0—28.0	7.4—7.9
40	50 × 70	50	5.0—12.0	9.0—25.0	7.2—7.8
43	70 × 95	50—60	1.3—14.1	10.0—28.0	7.1—7.5
44	40 × 60	40	1.5—9.6	8.0—28.0	7.2—7.7
45	50 × 60	50	1.9—8.2	6.0—25.0	7.2—7.6

ТАБЛИЦА 2

Водоросли супралиторальных и литоральных ванн юго-западной части о-ва Большой Соловецкий

Виды	Экология	Обилие												
		Супралитораль									Литораль			
		Номера проб												
		31	32	41	42	46	47	48	49	50	40	43	44	45
Cyanophyta														
Anabaena aequalis Borge	П	2				1		1	1					
A. inaequalis (Kütz.) Born. et Flah.	П			3										
Aphanocapsa grevillei (Hass.) Rabh.	П												4	
Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg.	П-С	2			5	2	3	2	2	1		4		3
Gloeocapsa montana Kütz.	П							3	3	2				
Gomphosphaeria aponina Kütz.	П-С			6		6								
Lyngbia birgei G. M. Smith.	М											2		
L.hieronymussii Lemm.	П	2		4			3							
Merismopedia tenuissima Lemm.	П-С	3			4	2	2		4				3	
Microcoleus chthonoplastes (Fl. Dan.) Thur.	Э											6		
Microcystis flos-aquae (Wittr.) Kirchn.	П			3			1							
Nodularia spumigena Mert.	П-С	6	6					3						4
Nostoc coeruleum Lyngb.	П	2												
Planktothrix mougeotii (Kütz.) Anagn. et Kom.	П-С												4	
Rivularia aquatica (De Wild.) Geitl.	П							2						
Spirulina tenuissima Kütz.	Э				6	6						5		
Woronichinia compacta (Lemm.) Kom. et Hind.	П-С			6										
Chlorophyta														
Ankistrodesmus pseudomirabilis Korsch.	П													3
Characium sieboldii var. *simplex* (Korsch.) Tzar.	П													2
Cladophora fracta (O. Müll. ex Vahl) Kütz.	П				6	5						6		
Closterium baileyanum Bréb.	П												2	
C. costatum Corda	П												2	
C. kutzingii Bréb.	П					1							1	1
C. parvulum Näg.	П		3			5				6			3	
C. regulare Bréb.	П												2	
Cosmarium granatum Bréb.	П									6				
C. pachydermum Lund	П						1							
C. punctulatum Bréb.	П					5								
Cosmoastrum arnelii var. *arnelii* (Boldt) Pal.-Mordv.	П												5	
Enteromorpha sp.	—						5					4		

Виды	Эко-ло-гия	Обилие												
		Супралитораль									Литораль			
		Номера проб												
		31	32	41	42	46	47	48	49	50	40	43	44	45
Golenkinia radiata Corda	П	5											5	
Oedogonium ahlstrandii Wittr.	П								2					
O. vaucherii (Le Cl.) A. Br.	П							3						
Pediastrum boryanum Menegh.	П									1				
P. duplex Meyen	П									1				
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz.	П							3						4
S. quadricauda Bréb.	П							2						4
Staurastrum planctonicum Teil.	П									5				
Xantophyta														
Ophiocytium majus Näg.	П					6								
Tribonema gayanum Pasch.	П													4
T. vulgare Pasch.	П									4			6	6
Vaucheria sp.	П									5				
Euglenophyta														
Euglena aff. *spirogyra* Ehr.	П		1	1	2									
Bacillariophyta														
Achnanthes brevipes Ag.	С-М							3						
A. delicatula (Kütz.) Grun.	С	5				4			2	5			5	
A. haukiana Grun.	С		5					4	4	4				
Amphora exigua Greg.	С-М										2			
Anomoeoneis brachysira (Bréb.) Grun.	П-С							2						
Asterionella formosa Hass.	П				5									
Aulacosira islandica (O. Müll.) Simons.	С												3	
A. italica subsp. *subarctica* (O. Müll.) Simons.	С												1	
Bacillaria paxillifer (O. Müll.) Hend.	С											1		
Berkeleya rutilans (Trent.) Grun.	С										2			
B. rutilans var. *antarctica* (Trent.) Cl.	С		2											
Brebissonia lanceolata (Ag.) Mahon. et Reim.	С										6		5	
Cocconeis costata Greg.	М													2
C. pediculus Ehr.	П-С									1		1		
C. placentula Ehr.	П-С	5	5				6	5	2	2	6			2
C. scutellum Ehr.	С-М												2	
Coscinodiscus radiatus Ehr.	М										4			
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) Will. et Round	П-С	2	2											

Виды	Эко-ло-гия	Обилие												
		Супралитораль									Литораль			
		Номера проб												
		31	32	41	42	46	47	48	49	50	40	43	44	45
Cyclotella choctawhatcheeana Pras.	П										4			
C. kuetzingiana var. *planetophora* Fricke	П							2		2				
C. kuetzingiana var. *radiosa* Fricke	П								2					
C. ocellata Pant.	П								2					
C. stelligera Cl. et Grun.	П									1				
Cymbella aspera (Ehr.) Cl.	П							1						
C. gracilis (Rabh.) Cl.	П										4			
Diatoma elongatum var. *tenuis* (Ag.) V. H.	П										4			
Diploneis litoralis (Donk.) Cl.	М										2	3		
D. smithii (Bréb.) Cl.	С				2							1		
D. subovalis Cl.	П									1				
Eunotia bigibba Kütz.	П									1				
E. crista-galli Cl.	П-С				4					1				
E. flecsuosa (Bréb.) Kütz.	П							1		4				
E. pectinalis (Dillw? Kütz.) Rabh.	П								2				5	
E. pectinalis var. *ventralis* (Ehr.) Hust.	П							2	1					
E. pectinalis var. *undulata* Ralfs	П								2	3				
E. rhynchocephala Hust.	П							2						
E. robusta var. *tetraodon* (Ehr.) Ralfs	П									3				
E. subarcuatoides Alles at all.	П								2					
Fallacia forcipata (Grev.) Stickl. et Mann	М						2	2						
F. forcipata var. *versicolor* (Grun.) Stickl. et Mann	М						2	2						
Fragilaria construens var. *subsalina* Grun.	П						6						6	
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun.	П		6				6						6	
F. pinnata var. *elliptica* (Schum.) Carls.	П			2				2	2	2				2
F. virescens var. *subsalina* Grun.	П												6	
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	П			2				2	3	3		3		3
Grammatophora angulosa var. *islandica* (Ehr.) Grun.	С-М										4			
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh.	П									1				
G. attenuatum (Kütz.) Rabh.	П													1

Виды	Эко-ло-гия	Обилие												
		Супралитораль									Литораль			
		Номера проб												
		31	32	41	42	46	47	48	49	50	40	43	44	45
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	П					3		1		1				
Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grun.	С-М							2			2			3
Licmophora abbreviata Ag.	С-М										3			
L. ehrenbergii (Kütz.) Grun.	С-М										3			
L. gracilis var. *anglica* (Kütz.) Perag.	С-М										3			
Luticola mutica (Kütz.) Mann	П-С						1	2	2	3	1		2	
Lyrella lyra (Ehr.) Karajeva	М										2			
Martyana schulzii (Brock.) Snoeijs	П													
Mastogloia elliptica (Ag.) Cl.	С		2	2		2		1	1	2			2	
M. smithii Thw.	С				1		1	1	2	1			3	1
Melosira nummuloides (Dillw.) Ag.	С-М		4											
M. varians Ag.	П-С	3	5											
Navicula abrupta (Greg.) Cl.	М					3		3		1			2	
N. constricta (Greg.) Grun.	М								2					
N. digitoradiata (Greg.) A. S.	С-М							2						
N. directa W. Sm.	М								2					
N. menisculus var. *meniscus* (Schum.) Hust.	П			3										2
N. peregrina (Ehr.) Kütz.	С	2				2		1		1	2		2	
N. utermoehlii Hust.	П			2				1						1
N. variostriata Krasske	П								1					
Neofragilaria virescens (Ralfs) Will. et Round	П	6	6	3				2	2	5				3
Nitzschia palea (Kütz.) W. Sm.	П-С		6					3						6
N. palea var. *tenuirostris* Grun.	П-С	5												
N. vermicularis (Kütz.) W. Sm.	П-С	5	5											
Odontella aurita Ag.	М					3		2		4	2	4		
Paralia sulcata (Ehr.) Cl.	М						4					4		3
Petroneis humerosa (Bréb.) Stickl. et Mann	С									2				
Pinnularia borealis var. *rectangularis* Carls.	П												2	
P. braunii (Grun.) Cl.	П								2					
P. divergens W. Sm. var. *undulata* Herib. et Perag.	П							2		2				
P. globiceps Greg.	П								3					4
P. polyonca (Bréb.) O. Müll.	П							2		3			5	
P. subcapitata Greg.	П							1						
P. viridis (Nitzsch.) Ehr.	П-С												1	

Виды	Экология	Обилие												
		Супралитораль									Литораль			
		Номера проб												
		31	32	41	42	46	47	48	49	50	40	43	44	45
Pleurosigma angulatum (Queck.) W. Sm.	С-М		1											
P. angulatum var. *strigosum* (W. Sm.) Cl.	С-М								2					
Rhizosolenia hebetata f. *semispina* (Hensen.) Gran.	М							1		1				
Rhopalodia gibberula (Ehr.) O. Müll. var. *vanheurckii* O. Müll.	П-С							1						
Sceletonema costatum (Grev.) Cl.	М	3								2				
Stauroneis anceps Ehr.	П												3	2
S. anceps f. *linearis* (Ehr.) Cl.	П									4				
Staurosira construens Ehr.	П	5	5	1				1	2	3		3	3	2
Staurosirella pinnata (Ehr.) Will. et Round	П	5	5			2		4	4	3		2		
Surirella constricta W. Sm.	П								2					
S. ovalis Breb. var. *brightwellia* (W. Sm.) Cl.	С				1									
Synedra acus Kütz.	П					1								
Tabellaria fenestrella (Lyngb.) Kütz.	П							1						
Tetracyclus lacustris Ralfs	С					2							4	
Thalassiosira angulata (Greg.) Hasl.	М					1							1	
T. anguste-lineata (A. S.) G. Fryx. et Haste	С-М									1				
Trachyneis aspera (Ehr.) Cl.	М				3		2					3		
T. aspera var. *intermedia* Grun.	М				3		3					2		
T. aspera var. *vulgaris* Cl.	М				2		2					1	1	
Dinophyta														
Peridinium sp.	—									1				

Примечание. Экология: П — пресноводные, П-С — пресноводно-солоноватоводные, С — солоноватоводные, С-М — солоноватоводно-морские, М — морские, Э — эвригалинные виды водорослей. Оценка обилия: 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко, 4 — часто, 5 — много, 6 — в массе (Диатомовый..., 1949).

ваннах обоих горизонтов литорали. Единично в ваннах отмечены панцири привнесенных морских планктонных форм диатомовых водорослей: *Coscinodiscus radiatus*, *Odontella aurita*, *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina*, *Sceletonema costatum* и *Thalassiosira angulata*. *Euglena* aff. *spirogyra* (*Euglenophyta*) встречается единично только в ваннах супралиторали с большим количеством разлагающейся органики на дне, о чем свидетельствует запах сероводорода (ст. 32, 41, 42).

Анализ распределения видов водорослей по группам солености свидетельствует о преобладании пресноводных форм (77 видов, или 53.5 %), в супралиторали — 54, в верхнем горизонте литорали — 41 % (среди них доминируют *Neofragilaria virescens*,

Staurosira construens и *Staurosirella pinnata*). Пресноводно-солоноватоводные виды водорослей в зоне супралиторали составляют 16 %, а в верхнелиторальных ваннах — 11 % (доминируют *Chroococcus turgidus*, *Cocconeis placentula*). 9 % водорослей в супралиторали и 16 % в ваннах верхней литорали — солоноватоводные, 7 % и 10 % солоноватоводно-морские, 12 % и 19 % морские виды. Среди солоноватоводных видов водорослей доминируют *Achnanthes haukiana*, *A. delicatula* и *Brebissonia lanceolata*, среди морских — *Paralia sulcata*, *Odontella aurita*. Эвригалинные водоросли представлены всего 2 видами: *Spirulina tenuissima*, *Microcoleus chthonoplastes*, причем первый встречается одинаково часто в обоих уровнях литорали, а второй — только в верхнелиторальной зоне. Морские планктонные формы диатомовых (*Coscinodiscus radiatus*, *Odontella aurita*, *Sceletonema costatum*, *Thalassiosira angulata*) погибают в период отлива и представляют временный компонент альгофлоры.

Часто в ваннах супралиторали и особенно верхнего горизонта литорали при высоких значениях солености встречались пресноводные виды водорослей. Так, например, *Cymbella gracilis*, *Cyclotella choctawatcheeana* и *Diatoma elongatum* встречены при солености 12 ‰, *Staurosira construens*, *Frustulia rhomboides* и *Chroococcus turgidus* — при 14.1 ‰, *Golenkinia radiata* и *Tribonema vulgare* — при 9.6 ‰, *Pinnularia globiceps* — при 8.2 ‰. Большинство этих видов массово встречались также и при низких значениях солености (*Chroococcus turgidus*, *Tribonema vulgare*, *Golenkinia radiata*, *Frustulia rhomboides*, *Staurosira construens* при 0.46—1.5 ‰). Известно, что *Cyclotella choctawatcheeana* встречается в Балтийском море у берегов Швеции при солености свыше 10 ‰ (Snoeijs, 1993) и достигает массового развития в Финском заливе при солености 0.11—3 ‰ (Потапова, 1999). При той же солености в Финском заливе высокой биомассы достигает *Staurosira construens*. Данный вид, а также *Frustulia rhomboides* и *Cymbella gracilis* встречены на Мурманском побережье Баренцева моря при солености 30—35 ‰ (Короткевич, 1960). Анализ литературы по распространению *Cymbella gracilis* показывает, что этот вид не встречается при солености ниже 5 ‰. По-видимому, это справедливо и для *Diatoma elongatum*. Экологические характеристики видов водорослей, известные из литературы, в настоящее время нуждаются в серьезном пересмотре. Вероятно, такие виды, как *Cymbella gracilis* и *Diatoma elongatum*, следует считать не пресноводными видами, а пресноводно-солоноватоводными или даже солоноватоводными. Большинство встреченных пресноводных видов являются эврибионтными, часто способными развиваться при высоких значениях солености. В целом можно считать, что альгофлора верхних этажей литорали формируется из солоноватоводных и пресноводных видов водорослей с широкими пределами галотолерантности.

Заключение

В супралиторальных ваннах и ваннах верхнего горизонта литорали юго-западной части о-ва Большой Соловецкий выявлено 130 видов и 15 внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 82 родам из 6 отделов. Основу составляют диатомовые (69 %) и зеленые (13.4 %) водоросли. Преобладают пресноводные виды водорослей, число солоноватоводных и морских видов значительно ниже. Пресноводные виды являются наиболее эврибионтными и наиболее приспособленными к условиям нестабильной солености.

Благодарности

Автор благодарит Н. И. Стрельникову за ценные замечания, высказанные при обсуждении этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли Кандалакшского заповедника // Новости сист. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 9—16.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассер. Киев, 1989. 608 с.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 1. Л., 1951. 192 с.

Диатомовый анализ. Л., 1949. Т. 1. 193 с.

Забелина М. М. Диатомовые водоросли грунтов Белого моря в районе Малой Пирью-губы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Т. 8. С. 183—200.

Киселев И. А. Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния р. Умбы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Т. 8. С. 201—216.

Короткевич О. С. Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. Мурманск. морского биол. ин-та. М.; Л., 1960. Т. 1. С. 68—338.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 265 с.

Лихачева Н. Е. Видовой состав фитопланктона эстуария р. Нильма (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 95—110.

Потапова М. Г. Диатомовые водоросли песчаной литорали в восточной части Финского залива // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 59—66.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. *Oscillatoriales*; 5. *Stigonematales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. Bd 80. H. 1—4; 1990. Suppl. Bd 86. 150 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. *Chroococcales*; 4. *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. Bd 73. H. 2. 197 p.; 1989. Suppl. Bd 82. H. 3. 180 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae.* T. 1. *Naviculaceae.* Jena, 1986. Bd 2/1. 857 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae.* T. 2. *Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae.* Stuttgart, New York, 1988. Bd 2/2. 585 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae.* T. 3. *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae.* Stuttgart, Jena, 1991a. Bd 2/3. 563 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae.* T. 4. *Achnanthaceae.* Stuttgart, Jena, 1991b. Bd 2/4. 437 p.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 706 p.

Snoeijs P. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic sea. Uppsala, 1993. Vol. 1. 129 p.

Санкт-Петербургский государственный университет Получено 13 VII 2000

SUMMARY

The species composition of the algae was studied in the littoral and supralittoral baths in the south-west part of Bolshoy Solovetsky Island (Onega Bay, White Sea). 130 species (145 including intraspecific taxa) were recorded.

УДК 582.949.1 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© Т. В. Крестовская, Г. М. Борисовская, Г. Н. Сердюк

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *STACHYS* И *BETONICA* (*LAMIACEAE*)

T. V. KRESTOVSKAYA, G. M. BORISSOVSKAYA, G. N. SERDIUK. PERICARP STRUCTURE OF *STACHYS* AND *BETONICA* (*LAMIACEAE*)

Исследована структура перикарпия у 50 видов рода *Stachys* и у 6 видов рода *Betonica*. Как и у других представителей подтрибы *Lamiineae*, перикарпий дифференцирован на однослойный экзокарпий (лишенный слизевых клеток), мезокарпий, состоящий из 3—8-клеточных слоев паренхимы и одного слоя склеренхимных клеток, и эндокарпий. На фоне общего плана строения перикарпия большинство видов *Stachys* демонстрируют достаточно слабую изменчивость его признаков, не позволяющую использовать их в диагностических целях. Однако виды, имеющие хорошо выраженные морфологические (габитуальные) различия, хорошо различаются и по анатомии перикарпия (пропорции слоев, форма и размеры клеток и т. п.). Внутри рода *Stachys* не обнаружено варьирования структуры перикарпия, которое можно было бы соотнести с принятым делением рода на секции. Перикарпий видов *Betonica* отличается от перикарпия *Stachys* деталями строения мезокарпия: более крупными и изодиаметрическими клетками паренхимы, а также почти квадратными на срезе (а не вытянутыми) клетками склеренхимы с выраженной концентрической слоистостью клеточной оболочки.

Ключевые слова: *Stachys*, *Betonica*, анатомия, перикарпий.

Эта статья является продолжением публикации результатов анатомического (Крестовская с соавт., 1997) и сравнительно-морфологического (Крестовская, Васильева, 1998а, б) изучения плодов (эремов) у видов рода *Stachys* L. и *Betonica* L. (*Lamiaceae*). Как уже указывалось в этих работах, почти космополитный род *Stachys*, насчитывающий более 300 видов, считается достаточно сложным в таксономическом отношении. Его система до сих пор окончательно не разработана. До конца не ясно систематическое положение таксона *Betonica* (10 видов), рассматриваемого разными авторами либо в ранге секции или подрода рода *Stachys*, либо в качестве самостоятельного рода. Между тем признаки плодов часто оказываются достаточно полезными в систематике сем. *Lamiaceae* при разграничении таксонов различного ранга. Так, еще G. Bentham (1834, 1848) использовал их в диагнозах триб, а J. Briquet (1897), R. Wunderlich (1967), P. Cantino (1992) и Cantino с соавт. (1992) также при разработке системы семейства в целом. Значительное число карпологических работ связано с изучением представителей подсемейств, триб и подтриб (Макарова, 1967; Ryding, 1992, 1994a, b; Буданцев, 1993а, б, и др.) или отдельных родов губоцветных (Wojciechovska, 1961; Demessew, Harley, 1992, и др.). Сравнительно большое число исследований посвящено изучению строения перикарпия эремов (Билимович, 1935; Wojciechovska, 1958, 1972; Инина, 1968; Hedge, 1970; Крестовская, 1988; Жапакова, Мыльникова, 1990; Ryding, 1993a, b; Budantzev, Lobova, 1997, и др.). На возможность использования этих признаков в систематике губоцветных указывает O. Ryding (1994c, 1995), отмечая, что для разных подсем. *Labiatae* характерны различные типы склеренхимных клеток, а на уровне рода в пределах единого (подсемейственного) типа наблюдается варьирование некоторых мелких признаков склеренхимы: толщины клеточных стенок, формы каналов и др.

Что касается работ по изучению строения перикарпия у представителей рода *Stachys* L. s. l., то их немного и они имеют дело с изучением крайне ограниченного (3—5) числа видов (Билимович, 1935; Wojciechovska, 1961, 1966). В работе R. Bhattacharjee (1980) признаки строения склеренхимных клеток околоплодника используются в диагнозах 2 подродов рода *Stachys*, в ней также упоминается, что в материалах к ее диссертации [Ph. D.] приведены сведения по анатомии плодов видов рода *Stachys* (к сожалению, эти данные недоступны для общего обсуждения, поскольку они не опубликованы).

В задачу данного исследования входило изучение гистогенеза и анатомического строения перикарпия у видов из разных секций рода *Stachys* и рода *Betonica* для выявления дополнительных признаков, имеющих диагностическую значимость.

Материал и методика

Строение перикарпия изучено у 50 видов рода *Stachys* и 6 видов рода *Betonica* (охвачено все секционное многообразие обоих родов, Bentham, 1848). Материалом для работы служили образцы эремов, полученные из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE).

Перикарпий *S. sylvatica* L. и *S. palustris* L. был изучен в 5-кратной повторности. Поскольку в пределах вида была выявлена крайне слабая изменчивость по анатомическим признакам, в дальнейшем материал изучался в одном экземпляре. Перед приготовлением срезов плоды выдерживали не менее 7—10 дней в смеси глицерина, спирта и воды (1 : 1 : 1). Поперечные срезы приготовляли бритвой от руки в средней части эрема, затем просветляли в молочной кислоте и заключали в глицерин. Препараты изучали с помощью светового микроскопа МБИ-3. Рисунки сделаны с использованием рисовального аппарата РА-4. При описании препаратов измерения проводили по масштабной линейке, указанной на каждом рисунке.

Для точной идентификации слоев перикарпия зрелых эремов проведено исследование его гистогенеза у *Stachys sylvatica* L., начиная со стадии закрытого бутона до полного созревания эрема.

Так как эремы имеют округло-трехгранную форму, изучали строение перикарпия на поперечных срезах в зоне центрального угла и грани эрема. Учитывали следующие признаки: толщину перикарпия и его зон, толщину паренхимного и склеренхимного слоев мезокарпия, число слоев паренхимного слоя мезокарпия. Также обращалось внимание на ширину полости склеренхимной клетки и толщину стенок смежных клеток, толщину кутикулы и клеточной оболочки экзокарпия, наличие в клетках темноокрашенного содержимого. Анализ на танины проводился с помощью хлорного железа (Прозина, 1960). Мы придерживались системы Bentham (1848), достаточно устаревшей, но наиболее исчерпывающе отражающей надвидовую систематику рода в полном объеме (в таблице обозначено жирным шрифтом); принятые современные названия секций и видов даны согласно Bhattacharjee (1980) (дано в скобках).

Виды, описанные позже 1848 г. и не вошедшие в систему Bentham, помечены знаком*. Они отнесены нами к тем ее секциям, которым они, на наш взгляд, наиболее соответствуют.

Результаты и обсуждение

Род *Stachys*

Изучение гистогенеза эремов у *Stachys sylvatica* показало, что в бутоне во время заложения семязачатков стенка завязи состоит из 7 слоев одинаковых изодиаметрических мелких клеток с густой цитоплазмой (рис. 1, *1*). Первым обособляется наружный слой клеток — будущий экзокарпий (рис. 1, 2). Его клетки заметно крупнее остальных, их оболочка утолщена. Средних слоев — 5—6, клетки с густой цитоплазмой. Клетки внутренней эпидермы (будущего эндокарпия) немного крупнее клеток средних слоев, с утолщенной наружной стенкой.

Разрастание клеток внутреннего субэпидермального слоя будущего мезокарпия, специфические характерные для рода изменения их оболочки происходят после оплодотворения, на стадии 8-клеточного проэмбрио (рис. 1, *3*). Клетки этого слоя сильно увеличиваются, особенно в радиальном направлении; в них образуется по одному кристаллу оксалата кальция. Клетки других слоев мезокарпия также несколько увеличиваются. Клетки экзокарпия разрастаются равномерно во всех направлениях, а клетки эндокарпия растягиваются в тангенциальном направлении.

По мере дальнейшего развития плода, на стадии глобулярного зародыша, происходят 2—3 периклинальных деления клеток в том слое мезокарпия, который

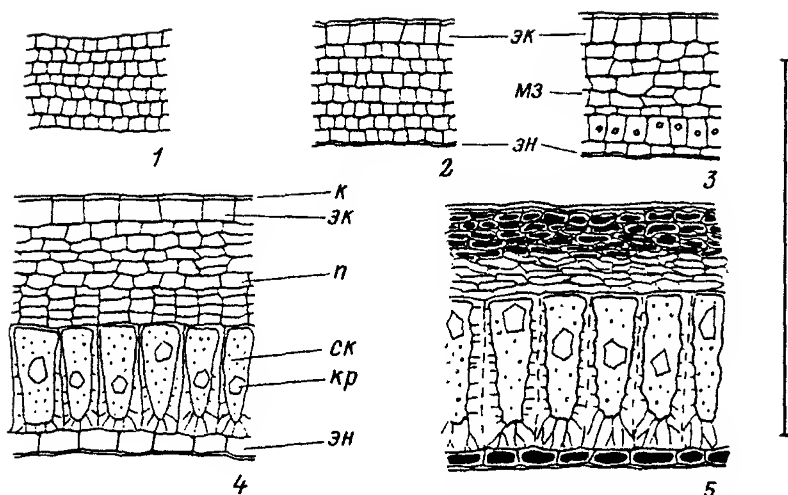


Рис. 1. Гистогенез перикарпия *Stachys sylvatica* (фрагменты поперечных срезов).

1 — стенка завязи во время заложения семязачатка, *2* — стенка зрелой завязи, *3* — перикарпий в период 8-клеточного проэмбрио, *4* — перикарпий в период глобулярного зародыша, *5* — перикарпий зрелого эрема. Здесь и на рис. 2, 3: *к* — кутикула, *кр* — кристаллы, *мз* — мезокарпий, *п* — паренхима мезокарпия, *ск* — склеренхимные клетки мезокарпия, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабная линейка — 200 мкм.

находится над кристаллоносными клетками. В результате этого толщина мезокарпия увеличивается на 4—6 слоев. Кристаллоносные клетки продолжают вытягиваться в радиальном направлении, их внутренняя тангенциальная и боковые стенки утолщаются (рис. 1, *4*). Формирование структуры перикарпия завершается к тому времени, когда заканчивается формирование семян и плод приобретает характерные для данного вида размеры и окраску. Экзокарпий зрелого плода *S. sylvatica* (рис. 1, *5*) представлен одним рядом уплощенных клеток с утолщенной наружной стенкой. 3—4 внутренних слоя паренхимных клеток мезокарпия сплющены. Внутренний слой мезокарпия представлен склеренхимными клетками с сильно утолщенными стенками, пронизанными поровыми каналами. Эти клетки обычно содержат по 1 крупному кристаллу, который вследствие неравномерного утолщения оболочки смещен во внутреннюю часть клеточной полости или к наружной стенке. Эндокарпий представлен одним слоем клеток с утолщенными стенками. Экзокарпий, эндокарпий и наружные слои мезокарпия заполнены в зрелом плоде темно-коричневым содержимым.

Зрелые эремы видов рода *Stachys* 1.5—3.1 мм длины, 1.2—2.7 мм ширины, шаровидной, продолговатой или обратнояйцевидной формы, в основании суженные, на верхушке закругленные, голые, неявно трехгранные, со сглаженными ребрами, темно-коричневые или черные.

Перикарпий у всех изученных видов рода *Stachys* имеет общий план строения (рис. 2, *1—18*). Его толщина колеблется от 60 (*S. brachyclada*) до 200 мкм (*S. fruticulosa*, *S. lavandulifolia*, *S. arabica*; табл. 1).

Кутикула у большинства видов тонкая, часто плохо заметная, однако у некоторых видов (*S. lavandulifolia*, *S. hyssopoides*) (рис. 2, *16*) она достигает 1/3 толщины клеточной оболочки.

Экзокарпий представлен одним слоем клеток с различным образом утолщенной оболочкой: обычно утолщены только тангенциальные стенки (*S. iberica*, *S. fruticulosa*) (рис. 2, *12*, *15*), а у некоторых видов утолщение оболочки ∩-образное (*S. cretica*, *S. persica*) (рис. 2, *2*, *11*). Стенки клеток экзокарпия относительно тонкие у *S. coccinea* и *S. lavandulifolia* (рис. 2, *4*, *16*). Размеры и форма клеток экзокарпия варьируют от очень мелких сплюснутых (у *S. recta* и *S. brachyclada* — 5—15 мкм выс.) (рис. 2, *9*), иногда сильно смятых и почти неразличимых (у *S. hirta* (=*S. ocymastrum*)) до очень

крупных, вытянутых в радиальном направлении (у *S. leucoglossa* и *S. palustris* — 60, у *S. lavandulifolia* — 64 мкм выс.) (рис. 2, *7*, *16*) и образующих бугорки. У большинства изученных видов в клетках экзокарпия имеется коричневое содержимое — танины, которые при взаимодействии с хлорным железом окрашиваются в синий цвет. Однако у некоторых видов клетки экзокарпия бесцветные (*S. palustris*) (рис. 2, *7*). У *S. duriaei* и *S. lavandulifolia* (рис. 2, *10*, *16*) в экзокарпии чередуются клетки с содержимым и без содержимого. Иногда окрашенное содержимое заполняет клетки экзокарпия целиком (*S. arabica*, *S. lavandulifolia*; рис. 2, *8*, *16*), в других случаях оно скапливается либо вдоль радиальных стенок (*S. coccinea*; рис. 2, *4*), либо в нижней части клеток (*S. setifera*, *S. inflata*; рис. 2, *3*, *18*), либо в верхней (*S. corsica*; рис. 2, *6*).

Мезокарпий у всех видов дифференцирован на наружную многослойную паренхиму и внутренний слой кристаллоносной склеренхимы. Изученные виды различаются по степени развития паренхимы и сохранности ее клеток в зрелом перикарпии. Так, довольно мощная (более 45 мкм толщиной) паренхима мезокарпия развивается у *S. arabica* (7—8 слоев клеток), *S. fruticulosa* (8—9 слоев), *S. sylvatica* (10—14 слоев) (рис. 2, *8*, *15*; рис. 1, *5*). Очень тонкая (около 10 мкм) 3—4-слойная паренхима мезокарпия имеется у *S. duriaei* и *S. pubescens* (рис. 2, *10*, *14*). У таких видов, как *S. brachyclada* и *S. maritima* (рис. 2, *9*, *13*), тонкий слой паренхимы мезокарпия в зрелых плодах представлен смятыми клетками, оболочки которых почти неразличимы. Напротив, хорошо сохраняется паренхима мезокарпия у *S. palustris*, *S. arabica*, *S. lavandulifolia* (рис. 2, *7*, *8*, *16*).

Виды различаются также по наличию в клетках мезокарпия темноокрашенного содержимого — танинов. У многих видов они присутствуют во всех клетках паренхимы (*S. coccinea*, *S. arabica*; рис. 2, *4*, *8*), у других окрашены только наружные слои, а внутренние — бесцветные (*S. setifera*, *S. palustrus*, *S. lavandulifolia*; рис. 2, *3*, *7*, *16*). У *S. corsica* экзокарпий содержит коричневое вещество, а паренхима мезокарпия — бесцветна (рис. 2, *6*).

Внутренний слой мезокарпия часто палисадовидный, представлен склереидами, в полости которых находятся кристаллы. Склереиды мезокарпия вытянуты в радиальном направлении, их высота колеблется от 40 (*S. corsica*, *S. palustris*) до 120 мкм (*S. arabica*, *S. spinosa*; табл. 1). Они имеют неравномерно утолщенную оболочку: наиболее утолщены внутренняя тангенциальная и радиальные стенки; наружная тангенциальная стенка, граничащая с паренхимой мезокарпия, тонкая. Оболочки пронизаны поровыми каналами — узкими (*S. duriaei*, *S. hissarica*; рис. 2, *10*) или широкими (*S. cretica*, *S. hirta* и др.; рис. 2, *2*). Во внутренней тангенциальной клеточной стенке, прилегающей к эндокарпию, поровые каналы ветвятся. В полости клеток имеется обычно 1 кристалл, чаще в верхней ее части, реже — в нижней (*S. spinosa*). Иногда (*S. cretica*, *S. brachyclada*; рис. 2, *2*, *9*) клетки содержат несколько мелких кристаллов. Склереиды у разных видов различаются также по толщине стенок, форме утолщений, форме и величине полости. У *S. arabica*, *S. duriaei*, *S. persica*, *S. inflata* (рис. 2, *8*, *10*, *11*, *18*) толщина радиальных стенок значительно превышает ширину узкой полости клеток. Напротив, у *S. maritima*, *S. pubescens* (рис. 2, *13*, *14*) полость клеток широкая, а клеточные стенки относительно тонкие. У одних видов радиальные стенки по длине утолщены относительно равномерно (*S. setifera*, *S. arabica*; рис. 2, *3*, *8*), у других — неравномерно и достигают максимальной толщины либо во внутренней части (у внутренней тангенциальной стенки) (*S. chrysantha*; рис. 2, *5*), либо в средней части клетки (*S. persica*, *S. inflata*; рис. 2, *11*, *18*).

Эндокарпий образован одним слоем узких клеток со слабо утолщенной наружной тангенциальной стенкой. Высота клеток эндокарпия у большинства видов колеблется от 4 до 10 мкм (табл. 1). У некоторых видов (*S. brachyclada*, *S. drummondii*; рис. 2, *9*) они мелкие — 2—3 мкм выс. или достаточно крупные — 22—26 мкм (*S. arabica*, *S. fruticulosa*, *S. lavandulifolia*; рис. 2, *8*, *15*, *16*). Виды различаются по форме клеток эндокарпия на срезе, наличию или отсутствию в них танинов. У многих видов клетки

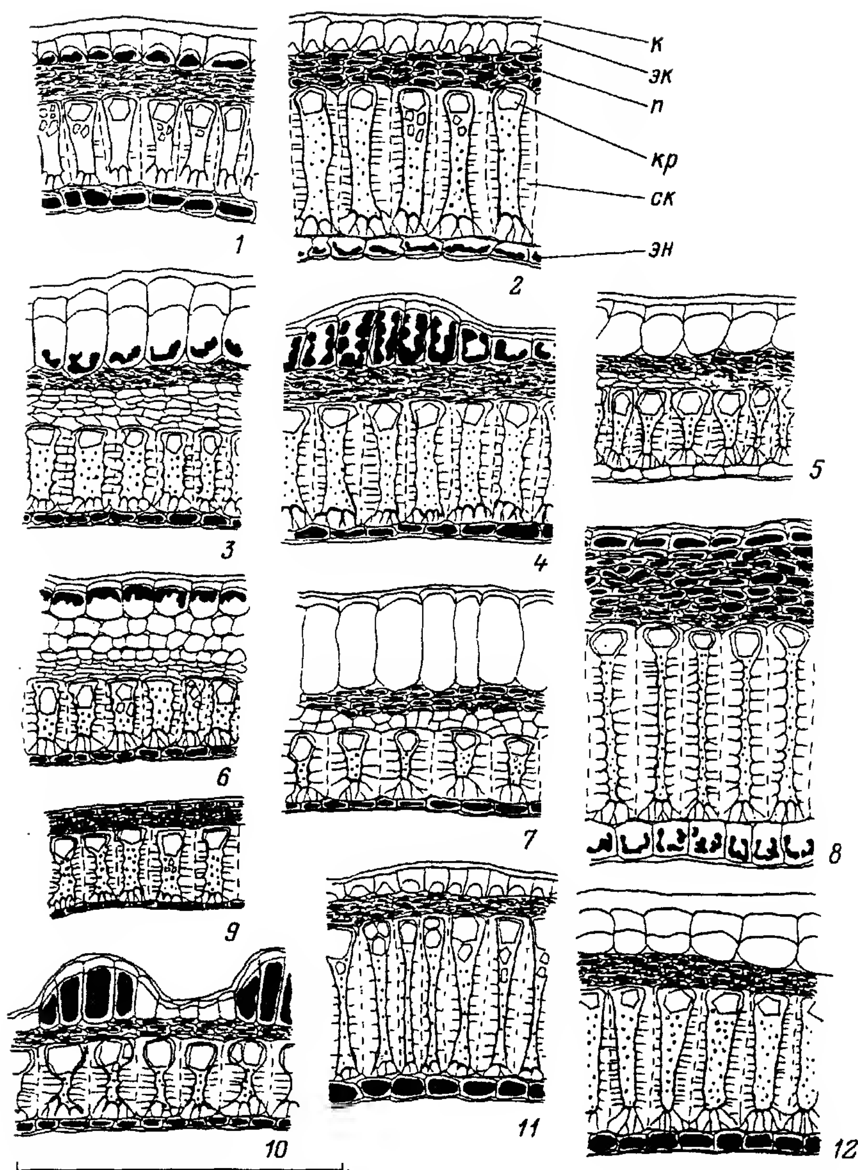


Рис. 2. Строение перикарпия у представителей рода *Stachys* (фрагменты поперечных срезов эремов).

1 — *Stachys balansae*, *2* — *S. cretica*, *3* — *S. setifera*, *4* — *S. coccinea*, *5* — *S. chrysantha*, *6* — *S. corsica*, *7* — *S. palustris*, *8* — *S. arabica*, *9* — *S. brachyclada*, *10* — *S. duriaei*, *11* — *S. persica*, *12* — *S. iberica*, *13* — *S. maritima*, *14* — *S. pubescens*, *15* — *S. fruticulosa*, *16* — *S. lavandulifolia*, *17* — *S. glutinosa*, *18* — *S. inflata*. Масштабная линейка — 200 мкм.

эндокарпия сплюснуты (*S. inflata*, *S. coccinea*, *S. glutinosa*), а у некоторых на поперечном срезе они почти квадратные (*S. lavandulifolia*, *S. fruticulosa*, *S. arabica*). Почти всегда содержимое клеток эндокарпия темноокрашенное. Исключение среди изученных видов составляет *S. chrysantha*: его эндокарпий бесцветен (рис. 2, *5*).

Анализ строения перикарпия у разных видов рода *Stachys* показал, что у подавляющего их большинства его признаки имеют очень близкие значения (табл. 1), что исключает их использование в «определительных ключах». Тем не менее выявилась закономерность: виды, морфологически хорошо различимые, в том числе и по морфологии эремов (*S. sylvatica*, *S. palustris*, *S. arabica*, *S. lavandulifolia* и др.),

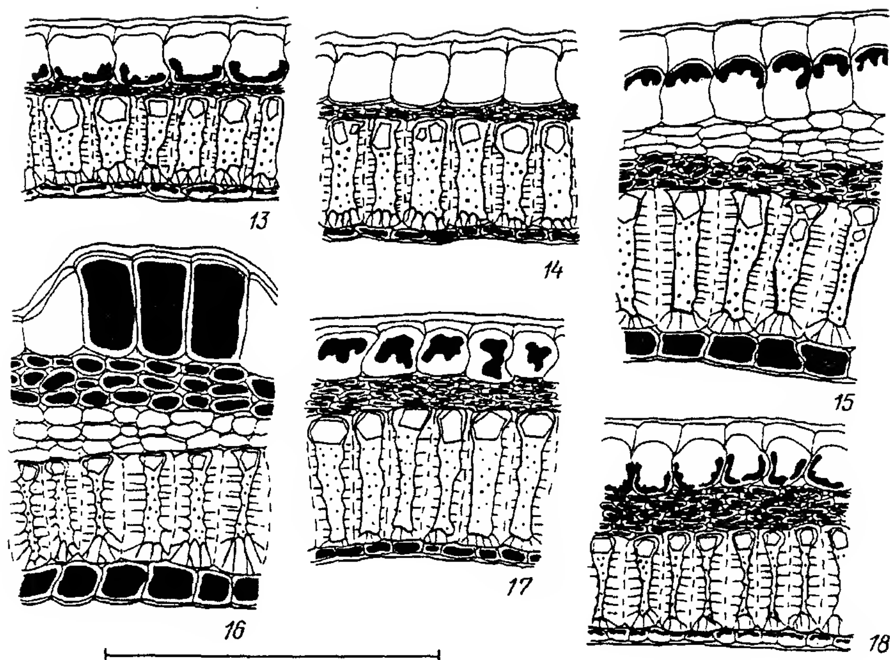


Рис. 2 (*продолжение*).

имеют хорошо выраженные различия и в строении перикарпия (толщине перикарпия, пропорции его слоев, форме клеточной полости склеренхимных клеток и др.; рис. 1, 5; рис. 2, *7*, *8*, *16*). Такая же закономерность выявлена при изучении перикарпия эремов видов рода *Salvia* (Hedge, 1970). Соответственно систематически близкие виды демонстрируют достаточно сходное строение перикарпия. Так, например, перикарпий близкородственных видов *S. pubescens* и *S. maritima* (рис. 2, *13*, *14*), рассматриваемых некоторыми систематиками (Bhattacharjee, 1980, и др.) как один вид, имеет почти одинаковое строение. То же наблюдается у *S. hissarica* и *S. turkestanica*. Сопоставление видов с разной экологической приуроченностью по признаку «мощности» развития перикарпия не выявило каких-либо закономерностей.

Попытка выделить в роде *Stachys* группы видов, сходных по анатомическому строению перикарпия, и соотнести их с принадлежностью к той или иной секции по системе Bentham или по системе Bhattacharjee не удается из-за отсутствия четкой корреляции между ними. Другими словами, по признакам строения перикарпия четких различий между секциями не обнаружено.

Род *Betonica*

Эремы видов рода *Betonica* темно-коричневые, 2.0—3.3 мм длины и 1.1—1.75 мм ширины, имеют узкотреугольно-клиновидную или узкоэллипсоидальную форму, с прямой или скошенной верхушкой, «отороченной» приподнимающимися выростами экзокарпия.

Перикарпий у 6 исследованных видов рода *Betonica* имеет единый план строения. Его толщина колеблется от 90 у *B. alopecuros* до 150—180 мкм у *B. nivea* и *B. grandiflora* (табл. 2).

Экзокарпий состоит из прямоугольных клеток, несколько вытянутых в радиальном направлении (*B. orientalis*, *B. grandiflora*; рис. 3, *2*) либо уплощенных на поперечном срезе (*B. nivea*; рис. 3, *1*). Их наружная тангенциальная стенка утолщена, покрыта обычно тонкой (1/5 от толщины клеточной стенки) кутикулой. У некоторых

ТАБЛИЦА 1

Признаки перикарпия эремов рода *Stachys*

Таксон	Толщина, мкм				Число рядов мезокарпия	Исследованный образец
	перикарпия	экзокарпия	паренхимы мезокарпия	склеренхимного слоя		
Sect. Eriostachys (*Eriostomum*)						
1. *Stachys alpina* L.	160	28	36	90	7	Кавказ, Ачишхо, 1948, Попова
2. *S. balansae* Boiss.	120	26	20	50	5—6	Boli, 1835, Wiedeman
3. *S. italica* Mill. (*S. cretica* L.)	140	20	20	90	4	Crete, 1883, Reverchon
4. *S. hissarica* Regel*	124	20	24	80	4	Зап. Тянь-Шань, 1965, Туляганова
5. *S. libanotica* Benth.	180	30	30	100	7	Palestina, 1942, Davis
6. *S. lanata* Jacq. (*S. byzantina* C. Koch)	120	26	20	70	10	Дагестан, 1975, Меницкий
7. *S. longispicata* Boiss.*	110	20	26	50	7—9	Taurus cataonicus, 1865, Hausskneeht
8. *S. pinetorum* Boiss.*	150	10	20	100	6	Siria, 1906, Haradjian
9. *S. setifera* C. A. Mey.	140	56	30	50	9	Талыш, 1970, Меницкий
10. *S. turkestanica* (Regel) M. Pop.*	116	20	16	80	5	Таджикистан, 1881
Sect. Calostachys						
11. *S. coccinea* Jacq.	140	40	20	70	6	Mexico, 1889, Pringle
Sect. Stachyotypus (*Stachys*)						
12. *S. arvensis* (L.) L.	80(100)**	20(30)	12	50	4	Geneve, 1896, Barbey
13. *S. agraria* Cham. et Schlecht.	106	32	30	40	7	Mexico, 1909, Nicolas
14. *S. aristata* Greenman*	140	40	40	60	4	Mexico, 1902, Pringle
15. *S. chrysantha* Boiss. et Heldr.	100	30	20	50	5	Laconia orientalis, 1896, Leonis
16. *S. corsica* Pers.	110	24	40	44	6	Corse, 1877, Burnouf
17. *S. drummondii* Benth.	60	12	16	30	5—6	Mexico, 1890, Pringle
18. *S. eriantha* Benth.	116	24	30	50	4	Mexico, 1898, Debeaux
19. *S. gilliesii* Benth.	104	22	34	48	6	Chile, 1903, Buchtien
20. *S. keerlii* Benth.	84	16	16	50	5	Mexico, 1894, Pringle
21. *S. litoralis* Phill.*	90	30	10	46	3	Chili, 1869
22. *S. marrubiifolia* Viv.	80(100)**	22(44)	18	40	6—7	Corse, 1900, Burnat
23. *S. palustris* L.	125	60	20	40	5	Петергоф, 1980, Полякова
23а. То же	120	58	18	40	5	Томск, 1915, Иванов
23б. » »	124	62	20	42	6	Ленинградская обл., 1973, Костоломов
23в. » »	128	62	22	38	5	Кустанай, 1930, Петрова
23г. » »	123	64	20	36	6	Витебск, 1927, Семенов

Таксон	Толщина, мкм				Число рядов мезокарпия	Исследованный образец
	перикарпия	экзокарпия	паренхимы мезокарпия	склеренхимного слоя		
24. *S. sylvatica* L.	130	10	46	76	10	Калининская обл., 1971, Конечная
24а. То же	135	12	48	78	12	Ленинградская обл., 1975, Теплякова
24б. » »	136	14	50	80	12	Крым, 1930
24в. » »	128	10	40	74	10	Алтай, 1992, Крестовская
24г. » »	130	14	42	74	12	Кавказ, 1979
Sect. Olisia						
25. *S. annua* L.	120	6	30	76	5	Старая Русса, 1978, Колесниченко
26. *S. arabica* Hornem.	190	14	45	110	7—8	Israel, 1957, Gruenberg
27. *S. brachyclada* Noë.*	60	5	14	35	4—5	Algerie, 1883, Debeaux
28. *S. duriaei* Noë.*	70(100)	20(40)	10	40	3—4	Algerie, 1882, Debeaux
29. *S. hirta* L. (*S. ocymastrum* (L.) Briq.)	100	4	16	70	4	Madeira, 1900, Bornmuller
30. *S. milanii* Petrovič*	180	28	60	80	6	Serbia, 1887, Petrovicz
31. *S. spinulosa* Sibth. et Smith	190	28	48	80	8	Dalmatia, 1898, Baenitz
Sect. Chilostachys						
32. *S. persica* Gmel.	130	14	14	90	5	Талыш, 1894, Буш
Sect. Chamaesideritis						
33. *S. atherocalyx* C. Koch*	128	25	26	74	5—6	Армения, 1953, Гожева
34. *S. iberica* Bieb.*	150	40	20	86	6	Крым, 1949, Гожева
35. *S. leucoglossa* Griseb.	190	60	40	66	7	Taurus, Kotschy
36. *S. maritima* L. (*S. maritima* Guan)	100	40	10	50	3—4	Пицунда, 1955, Максимова
37. *S. pubescens* Ten.	110	40	10	60	3	Крым, 1895
38. *S. recta* L.	100	16	26	60	6	Белгородская обл., 1957, Герасимова
Sect. Zietenia						
39. *S. angustifolia* Bieb.	108	30	16	60	7	Феодосия, 1927, Иова
40. *S. citrina* Boiss. et Heldr.	116	40	36	38	8	Cilicien, 1896, Sieche
41. *S. fruticulosa* Bieb.	200	60	36	80	8—9	Грузия, 1985, Меницкий
42. *S. glutinosa* L.	140	36	20	80	5—6	Corsica, 1932, Aellen
43. *S. lavandulifolia* Vahl.	200	64	60	60	7	Копет-Даг, 1928, Ярмоленко
44. *S. spinosa* L.	190	60	16	110	7	Creta, 1883, Reverchon
Sect. Ambleia						
45. *S. aegyptiaca* Pers.	62	8	16	36	5—6	Helwan, 1971, Ibrahim
46. *S. burchellii* Benth.	156	50	40	56	4	Africa Australis, Burchell
47. *S. inflata* Benth.	130	44	22	58	6	Ереван, 1950, Гожева

Таксон	Толщина, мкм				Число рядов мезокарпия	Исследованный образец
	перикарпия	экзокарпия	паренхимы мезокарпия	склеренхимного слоя		
48. *S. hyssopoides* Burch. ex Benth.	128	36	14	76	4—5	Africa Australis, Burchell
49. *S. palaestina* L.	114	18	20	66	3—4	Palestina, 1897, Bornmuller
50. *S. turcomanica* Trautv.	96	16	12	60	2—3	Туркмения, 1937, Василевская

Примечание. * — виды, описанные после 1848 г., не вошедшие в систему Bentham; ** — в скобках даны размеры в районе бугорков.

видов в экзокарпии имеется темноокрашенное содержимое (*B. nivea*), у других — экзокарпий бесцветный.

Мезокарпий, как и у *Stachys*, дифференцирован на наружную многослойную паренхиму и внутренний слой кристаллоносной склеренхимы. Паренхима мезокарпия насчитывает от 3—4 (*B. alopecuros*, *B. orientalis*) до 5—6 слоев клеток (*B. nivea*, *B. grandiflora*). Ее толщина колеблется от 30 до 80 мкм (табл. 2). По сравнению с видами рода *Stachys* клетки более крупные, неемятые, бесцветные или темноокрашенные (*B. alopecuros*). Склереиды внутреннего слоя мезокарпия содержат 1 крупный кристалл, часто занимающий всю клеточную полость. Они отличаются от склереид рода *Stachys* почти квадратной формой на поперечном срезе перикарпия (рис. 3, *1*, *2*) и почти округлой полостью. Оболочка пронизана относительно широкими (*B. orientalis*, *B. grandiflora*) или узкими (*B. officinalis*) поровыми каналами, иногда слабо ветвящимися. Хорошо заметна ее концентрическая слоистость. Радиальные и внутренняя тангенциальная стенки склереид сильно утолщены, наружная стенка тонкая.

ТАБЛИЦА 2

Признаки перикарпия эремов рода *Betonica*

Таксон	Толщина, мкм				Число рядов мезокарпия	Исследованный образец
	перикарпия	экзокарпия	паренхимы мезокарпия	склеренхимного слоя		
Sect. Alopecuros						
1. *B. alopecuros* L.	92	10	30	36	3—4	Pyrenei, 1882, Foesseffer
Sect. Betonica						
2. *B. foliosa* Rupr.	140	20	70	34	5—7	Андижан, 1911, Кнорринг
3. *B. grandiflora* Willd.	180	38	80	38	5—6	Кавказ, 1975, Меницкий
4. *B. nivea* Stev.	150	24	80	40	6	Кавказ, 1898, Алексеенко
5. *B. officinalis* L.	96	18	50	36	3—4	Новгородская обл., 1981, Стулова
6. *B. orientalis* L.	110	30	38	30	3—4	Азербайджан, 1948

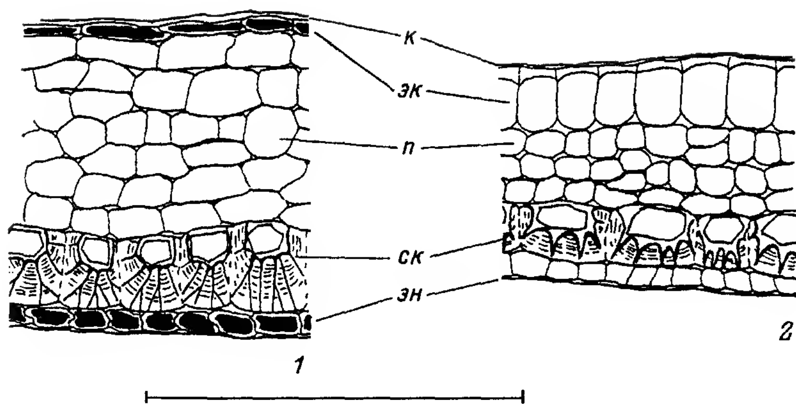


Рис. 3. Строение перикарпия у представителей рода *Betonica* (фрагменты поперечных срезов эремов). *1* — *Betonica nivea*, *2* — *B. orientalis*. Масштабная линейка — 200 мкм.

Эндокарпий образован 1 слоем тонкостенных, слегка уплощенных (*B. nivea*) или почти квадратных клеток (*B. orientalis*, *B. alopecuros*), более крупных, чем у эремов видов рода *Stachys*. Они варьируют от 8 (*B. orientalis*) до 26 мкм дл. (*B. grandiflora*; табл. 2). Их оболочки в разной степени утолщены у различных видов. Иногда эти клетки бесцветные (*B. orientalis*; рис. 3, *2*), у большинства же видов они заполнены темно-коричневым содержимым.

Таким образом, анализ строения перикарпия разных видов рода *Betonica* показал, что его признаки, так же как и у видов рода *Stachys*, имеют достаточно близкие значения, не позволяющие четко отличить один вид от другого.

Сравнение структуры перикарпия эремов видов родов *Stachys* и *Betonica* показало, что эти роды имеют небольшие, но хорошо выраженные различия: клетки паренхимы мезокарпия видов *Betonica* по сравнению с видами *Stachys* более крупные и более или менее изодиаметрические; склереиды *Betonica* отличаются от склереид *Stachys* почти квадратной (а не вытянуто-продолговатой) формой, полостями почти округлыми (а не длинными), сильно (а не слабо) утолщенными внутренней тангенциальной и радиальными клеточными стенками, выраженной концентрической слоистостью оболочек (у *Stachys* слоистость отсутствует). Тем самым эти результаты подтверждают данные Ryding (1995) о том, что в пределах единого (подсемейственного) типа структуры склеренхимных клеток между родами выявляются небольшие, но стойкие различия в деталях.

Принимая во внимание тот факт, что ряд исследователей (см. выше) рассматривают таксон *Betonica* в качестве одной из секций рода *Stachys*, с учетом выявленных нами различий в строении их перикарпия и отсутствия таковых на уровне других секций следует признать, что *Betonica* целесообразно рассматривать в ранге самостоятельного рода (подрода), но никак не в ранге секции рода *Stachys*. Этот вывод согласуется с проведенными ранее исследованиями по морфологии пыльцы (Крестовская, Васильева, 1997) и морфологии эремов (Крестовская, Васильева, 1998а, 1998б) и может быть полезен при создании естественной системы рода *Stachys*.

Таким образом, результаты проведенного исследования показали, что признаки строения перикарпия являются эффективными для разграничения таксонов *Stachys* и *Betonica*. Для целей систематики рода *Stachys* на секционном и видовом уровнях его признаки оказались недостаточно надежными. Полученные данные, вероятно, могут быть использованы специалистами, работающими с соответствующими группами.

Благодарности

Мы благодарим Н. С. Ростову за консультации при выполнении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Билимович О. Ф. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 21—84.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 80—87.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 100—108.

Жапакова У. Н., Мыльникова Ю. И. Морфология, анатомическое строение плода и биология прорастания *Ziziphora tenuior* L. (*Lamiaceae*) // Узб. биол. журн. 1990. № 6. С. 35—38.

Инина И. Н. Значение анатомии околоплодника для систематики рода *Ajuga* L. (*Labiatae* Juss.): Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968. 15 с.

Крестовская Т. В. Значение признаков строения перикарпия для систематики видов рода *Leonurus* L. (*Lamiaceae*) // Тр. II Молодеж. конф. ботаников Ленинграда (апрель 1988 г.). Ч. 1. С. 47—52. Дсп. в ВИНИТИ 14.07.88, № 5682-В-88.

Крестовская Т. В., Борисовская Г. М., Сердюк Г. Н. Строение перикарпия эремов видов рода *Stachys* L. и *Betonica* L. (*Lamiaceae*) // Тез. докл. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 75—76.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Палинологическое изучение видов родов *Stachys* и *Betonica* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 30—41.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов *Betonica* и *Stachys* (секции *Eriostachys*, *Calostachys*, *Stachyotypus*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 11. С. 1—12.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов рода *Stachys* (секции *Olisia*, *Chylostachys*, *Chamaesideritis*, *Zietenia*, *Ambleia*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 12. С. 12—20.

Макарова З. И. О значении анатомического строения околоплодника для систематики трибы *Nepeteae* семейства *Labiatae* // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 33—41.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Bentham G. Labiatarum Genera et Species. London, 1834. 783 p.

Bentham G. Labiatae // Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Parisiis, 1848. T. 12. P. 27—603.

Bhattacharjee R. Taxonomic studies in *Stachys*: II. A new infrageneric classification of *Stachys* L. // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg. 1980. Vol. 38. N 1. P. 65—96.

Briquet J. Labiatae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. Abt. 3a. S. 183—375.

Budantsev A. L., Lobova T. A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (*Labiatae*) // Edinb. J. Bot. 1997. Vol. 54. N 2. P. 183—216.

Cantino P. D. Evidence for a polyphyletic origin of *Labiatae* // Ann. Missouri. Bot. Gard. 1992. Vol. 79. P. 361—379.

Cantino P. D., Harley R. M., Wagstaff S. J. Genera of *Labiatae*, status and classification // Adv. Labiatae science. Kew, 1992. P. 511—522.

Demissew S., Harley M. M. Trichome, seed surface and pollen characters in *Stachys* (*Lamioideae*: *Labiatae*) in tropical Africa // Adv. Labiatae science. Kew, 1992. P. 149—166.

Hedge Y. C. Observations on the mucilage of *Salvia* fruits // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1970. Vol. 30. N 1. P. 79—95.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny within *Lamiaceae* subfamily *Nepetoideae* tribe *Ocimeae* // Nordic J. Bot. 1992. Vol. 12. N 3. P. 273—298.

Ryding O. Pericarp structure and systematic positions of five genera of *Lamiaceae* subfam. *Nepetoideae* tribe *Ocimeae* // Nordic J. Bot. 1993a. Vol. 13. N 6. P. 631—635.

Ryding O. Pericarp structure of *Leucas* and related genera (*Lamiaceae* subfam. *Lamioideae*) // Nordic J. Bot. 1993b. Vol. 13. N 6. P. 637—646.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of *Lamiaceae* subfamily *Pogostemonoideae* // Nordic J. Bot. 1994a. Vol. 14. N 1. P. 59—63.

Ryding O. Pericarp structure in the tribe *Prasieae* (*Lamiaceae—Lamioideae*) and its systematic implications // Bot. Jarb. Syst. 1994b. Bd 116. P. 391—399.

Ryding O. The importance of pericarp structure in the classification of Labiates // Lamiales Newsletter. Kew, 1994c. N 3. P. 1—3.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of the *Lamiaceae—Verbenaceae* complex // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. N 1-2. P. 101—141.

Wojciechowska B. Taxonomy, morphology and anatomy of seeds in the genus *Salvia* // Monogr. Botan. 1958. Vol. 6. N 1. P. 1—56.

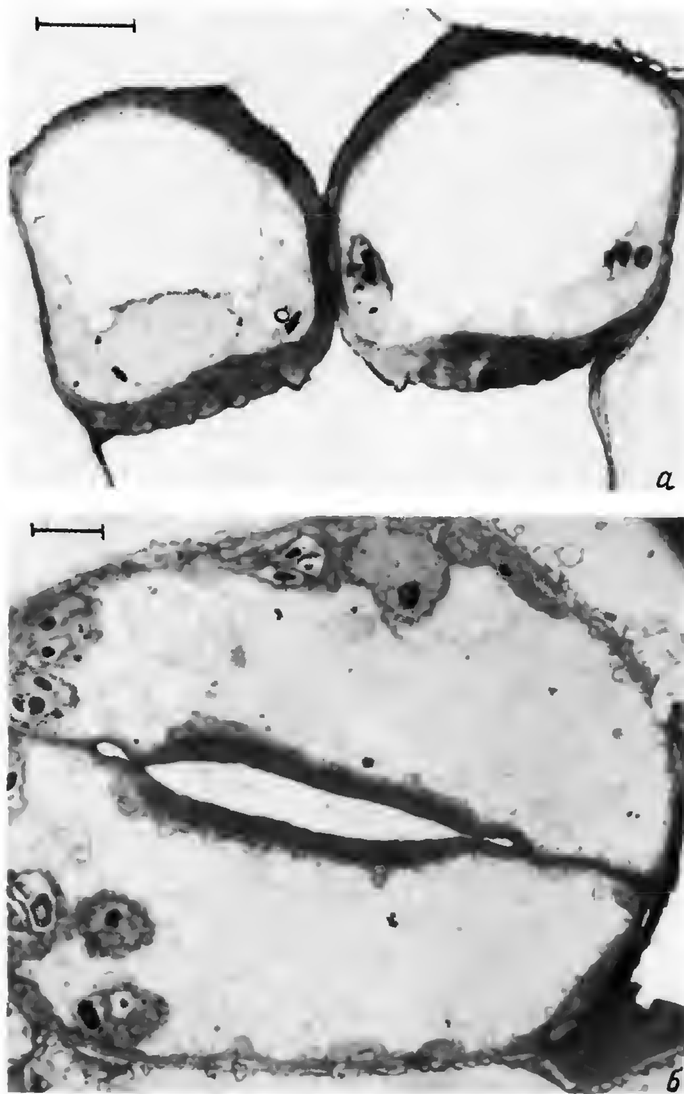


Таблица I. Общий вид замыкающих клеток устьица на поперечном (*а*) и парадермальном (*б*) срезах.
Масштабная линейка — 2 мкм.

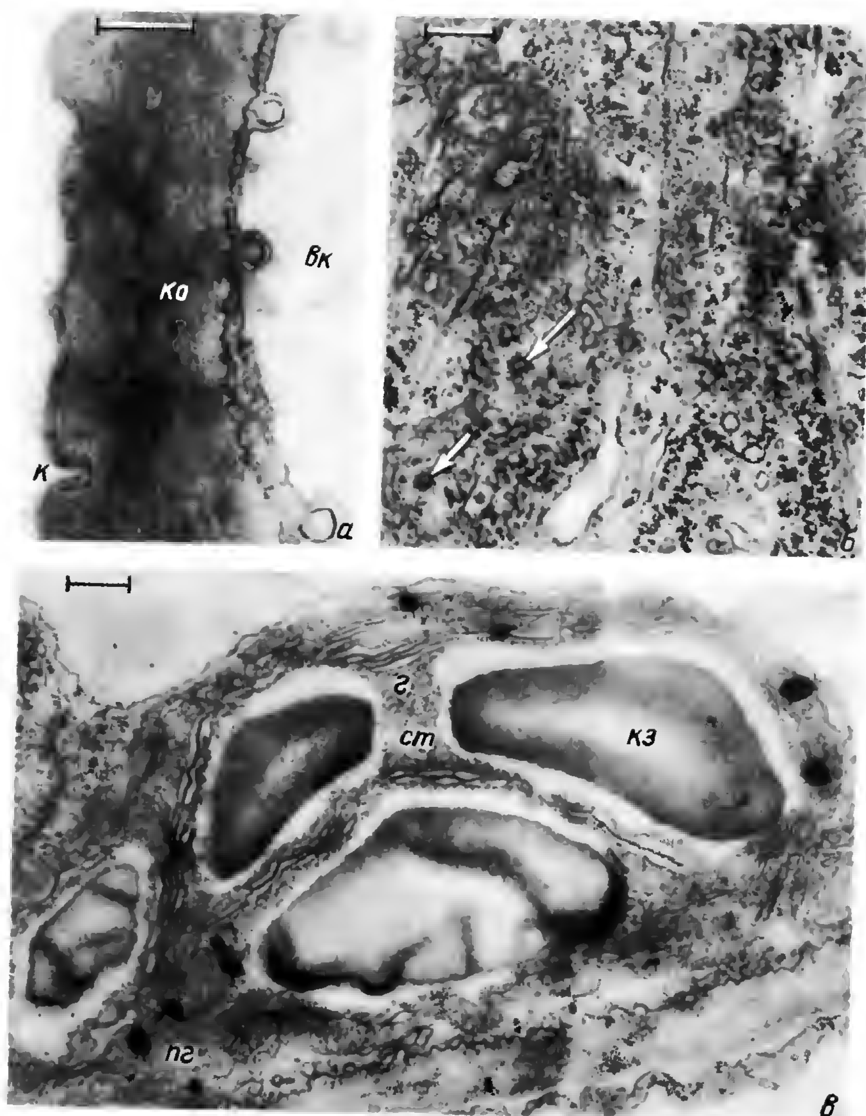


Таблица II. Детали ультраструктуры замыкающих клеток устьиц *Arabidopsis thaliana*.

а — участок наружной стенки с инвагинациями плазмалеммы, вдающимися в вакуоль (поперечный срез клетки); *б* — кортикальные микротрубочки в зоне устьичной щели (парадермальный срез), стрелками обозначены окаймленные пузырьки у плазмалеммы; *в* — хлоропласт. *вк* — вакуоль, *г* — грана, *к* — кутикула, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *пг* — пластоглобула, *ст* — спаренный тилакоид. Масштабная линейка: *а* — 0.5 мкм, *б*—*в* — 0.2 мкм.

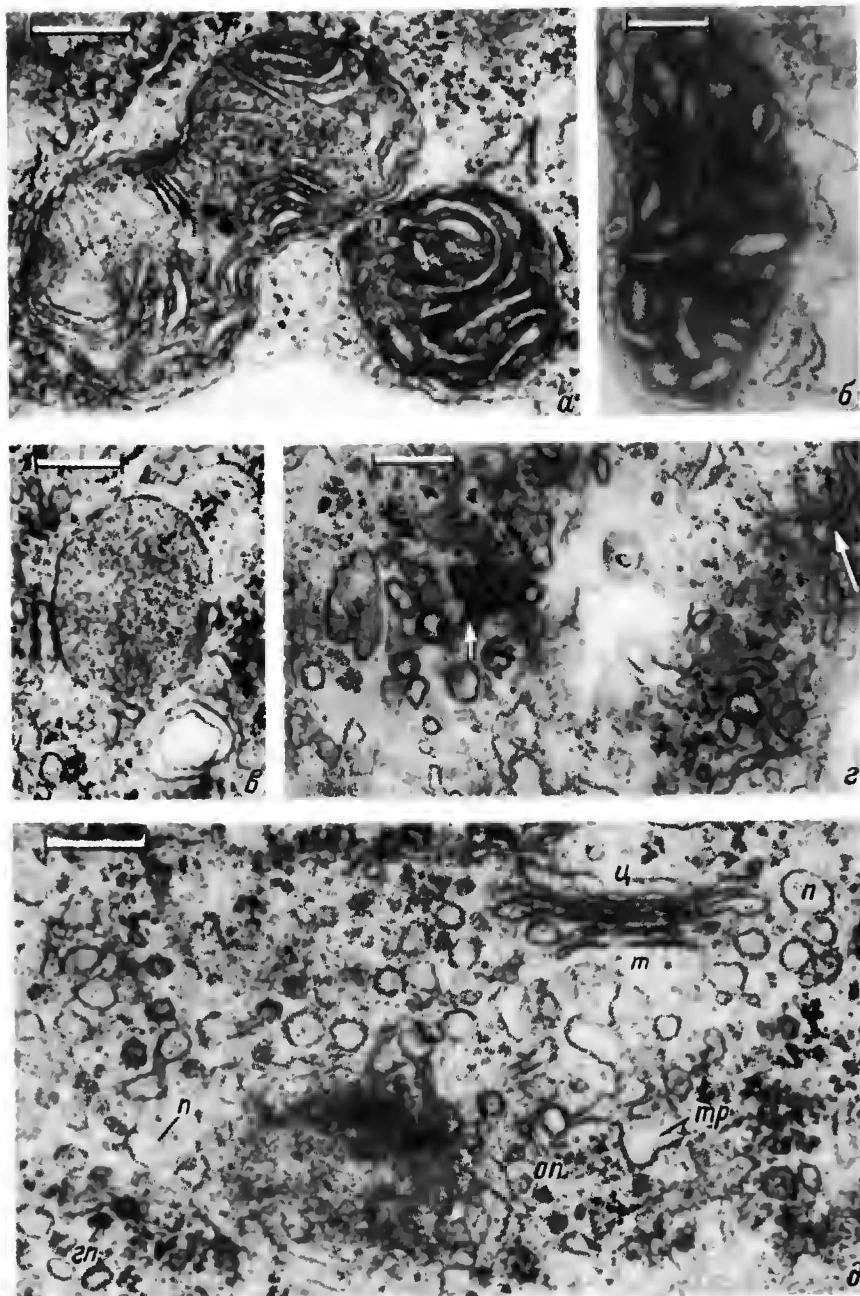


Таблица III. Детали ультраструктуры замыкающих клеток устьиц (*а*, *в—д*) и основных клеток эпидермы (*б*) *Arabidopsis thaliana*.

а — ортодоксальные митохондрии, *б* — конденсированная митохондрия, *в* — пероксисома, *г* — трубочки (стрелки) кортикального эндоплазматического ретикулума, *д* — диктиосома на срезе (справа) и в плане (слева). *гп* — гладкий пузырек, *оп* — окаймленный пузырек, *п* — пузыревидное расширение края диктиосомной цистерны, *т* — транс-сторона диктиосомы, *тр* — транс-Гольджи ретикулум, *ц* — цис-сторона диктиосомы. Масштабная линейка — 0.2 мкм.

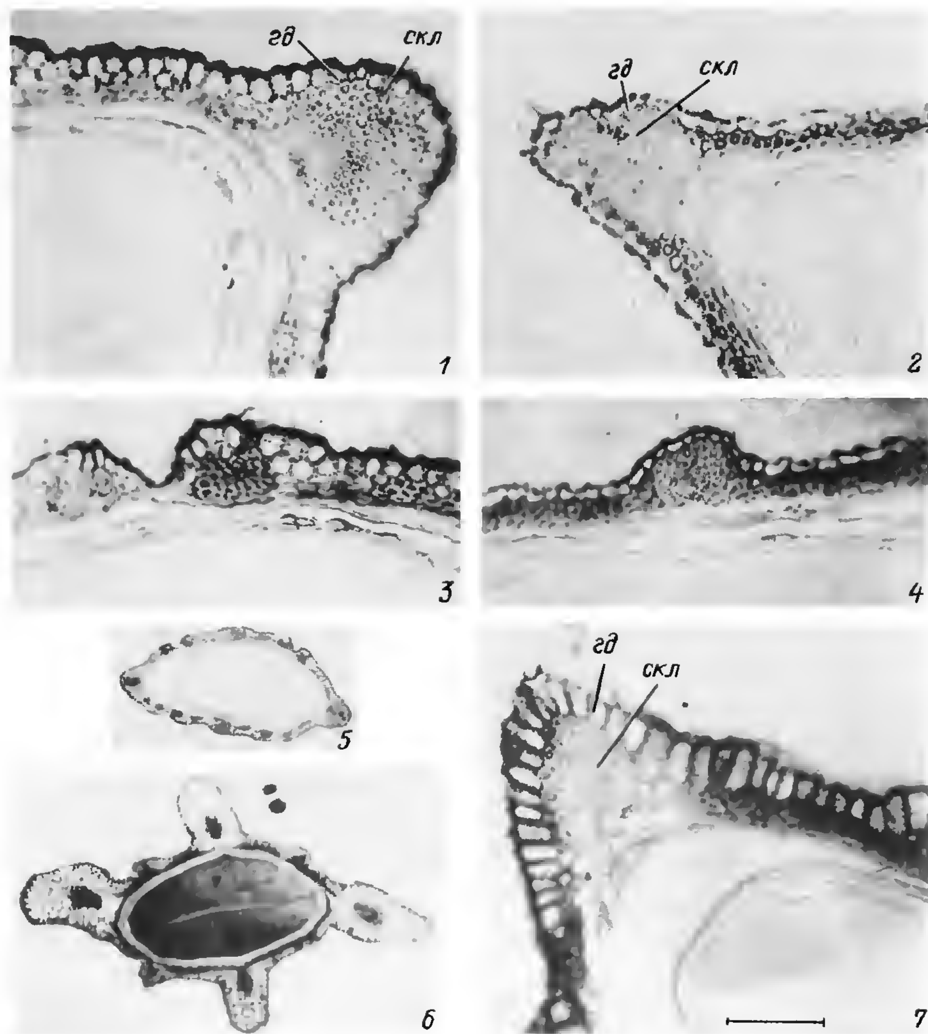
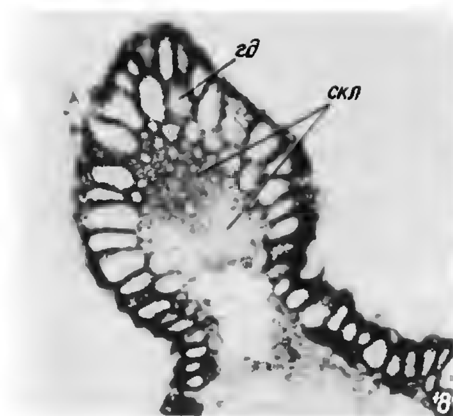
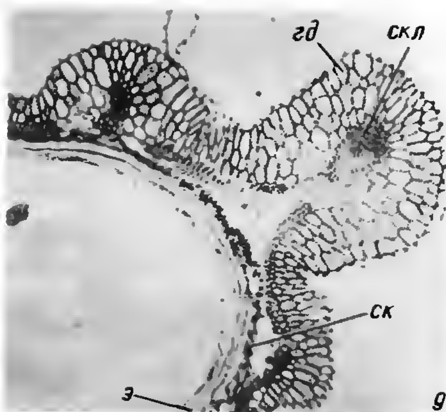
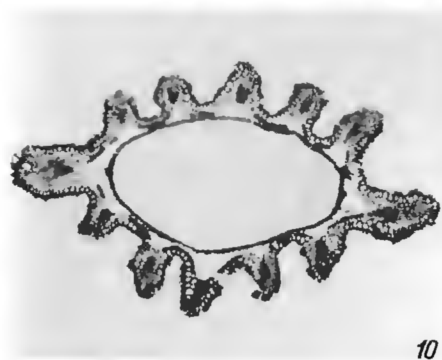


Таблица I. Поперечный срез зрелой семянки видов *Sonchus*.

1, 3, 5 — *S. tenerrimus*; *2, 4* — *S. asper*; *6, 11* — *S. maritimus*; *7* — *S. oleraceus*; *8* — *S. bipontinii*; *9* — *S. palustris*; *10* — *S. arvensis*. *гд* — гидроциты, *скл* — склеренхима, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм. Масштабная линейка — *1–4, 7, 8* — 50 мкм; *5, 6, 10* — 310 мкм; *9, 11* — 125 мкм.







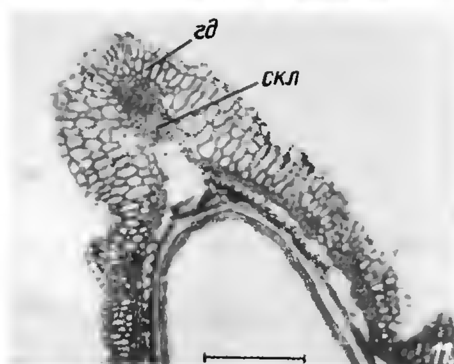


Таблица I (*продолжение*).

К с. 68

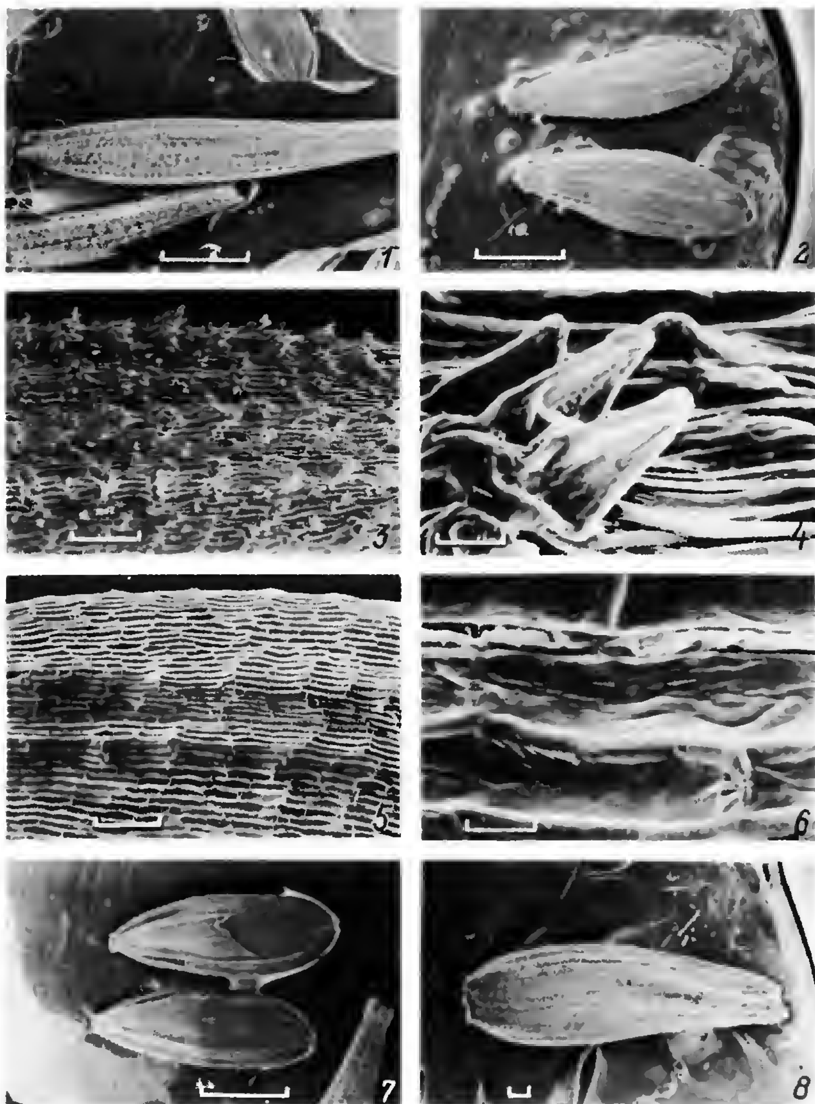
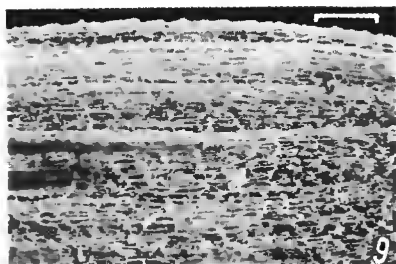
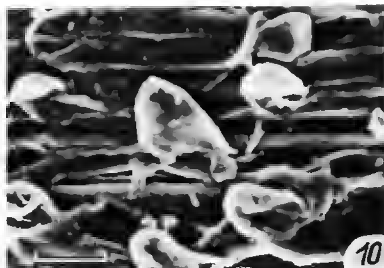


Таблица II. Скульптура поверхности семянки видов *Sonchus*.

1 — *S. tenerrimus*, *2—6* — *S. oleraceus*, *7* — *S. asper*, *8—10* — *S. leptocephalus*, *11* — *S. pinnatus*, *12—14* — *S. acaulis*, *15* — *S. bipontinii*, *16—18* — *S. palustris*, *19—21* — *S. arvensis*, *22—24* — *S. maritimus*. Масштабная линейка *1, 2, 7, 12, 15, 16, 19, 22* — 1000 мкм; *3, 5, 8, 9, 11, 13, 17, 20, 23* — 100 мкм; *4, 6, 10, 14, 18, 21, 24* — 10 мкм.











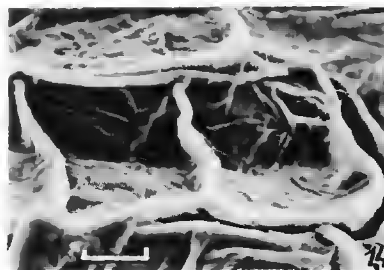
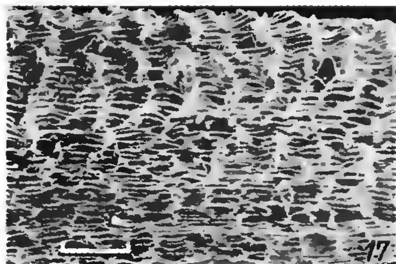


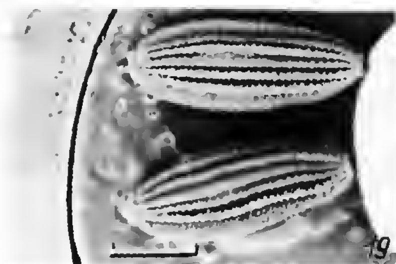


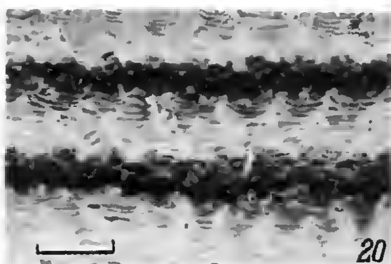


Таблица II (*продолжение*).



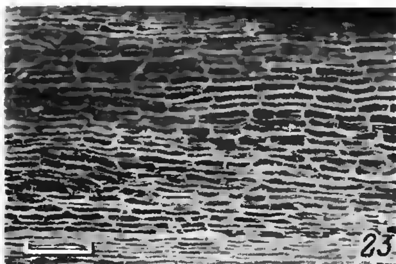












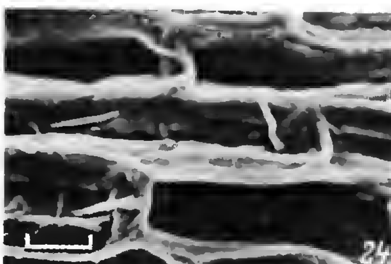


Таблица II (*продолжение*).

Wojciechowska B. Fruits in the Middle European species of some genera of *Stachyoideae* // Monogr. Botan. 1961. Vol. 12. P. 89—120.

Wojciechowska B. Morphology and anatomy of fruits and seeds in the family *Labiatae* with particular respect to medicinal species // Monogr. Botan. 1966. Vol. 21. P. 1—244.

Wojciechowska B. Morphology and anatomy of fruits of *Scutellaria*, *Chaiturus*. *Galeobdolon* and *Sideritis* of the *Labiatae* // Monogr. Botan. 1972. Vol. 37. P. 137—168.

Wunderlich R. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollen-Körner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Öster. bot. Zeitschr. 1967. Bd 114. H. 4-5. S. 383—483.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 20 X 1999

SUMMARY

The results of a detailed study of pericarp structure in 50 species of *Stachys* L. and 6 species of *Betonica* L. are presented. In its basic structure, the pericarp of *Stachys* and *Betonica* correspond to that of other *Lamiineae* and consist of exocarp (without mucilaginous cells), mesocarp (3—8 parenchyma cell layers and vertically arranged sclerenchyma cells) and endocarp, the innermost cell layer. On the whole the close similarity of pericarp basic structure among the *Stachys* species is ascertained. The proportions and thickness of cell layers, size and shape of the stone cell lumen, number of cell layers in the mesocarp parenchyma are the characters which are stable or slightly variable among species and it is difficult to use them for diagnostic purposes. The species, which are most distinctive morphologically proved to have the most distinctive pericarp anatomy. No strict conformity of differences in pericarp structure with the sectional subdivisions is traced. The pericarp of *Betonica* is similar to that of *Stachys*, but has broader and more isodiametric mesocarp parenchyma cells. Their stone cells have square rather than elongate lumina and concentric striations of their walls.

УДК 582.998 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© А. Н. Сенников, И. Д. Илларионова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SONCHUS* (*ASTERACEAE*)

A. N. SENNIKOV, I. D. ILLARIONOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF ACHENES IN THE GENUS *SONCHUS* S. L. (*ASTERACEAE*)

Изучены морфология, анатомия и скульптура поверхности семянок 10 видов рода *Sonchus* s. l. из всех подродов (включая группу *Taeckholmia*). Дана характеристика строения семянки, описаны варианты разнообразия строения и предложена схема эволюционных преобразований структур перикарпия изученных растений. Произведена оценка эволюционного уровня отдельных признаков. Приведены свидетельства в пользу объединения родов данной группы в один род *Sonchus*, уточнено систематическое положение некоторых видов.

Ключевые слова: морфология, анатомия, электронная микроскопия, карпология, систематика, эволюция, *Sonchus*, классификация.

Обширный (около 75 видов) род *Sonchus* L. s. l. долгое время не находил места в классификации трибы *Cichorieae* Lam. et DC. В наиболее разработанной современной классификации трибы, данной G. Stebbins (1953), этот род был отнесен к полиморфной подтрибе *Crepidiinae* Dum. в составе безранговой группы *Launaea-Sonchus* group. В уточненной классификации C. Jeffrey (1966) эта обособленная группа была выделена в особое подразделение *Sonchus* group, ранг которого примерно соответствовал рангу подтрибы или несколько выше. K. Bremer (1993, 1994), моно-

граф сем. *Asteraceae* Dum., на основании своеобразия строения семянок и паппуса видов этой группы выделил роды, близкие к *Sonchus* и *Launaea*, в особую подтрибу *Sonchinae* K. Bremer.

Морфологическое разнообразие видов рода *Sonchus*, так же как и разнообразие их семянок, по строению которых традиционно классифицируются виды и роды в трибе *Cichorieae*, дали в последние десятилетия основание для описания ряда небольших по объему, нередко монотипных родов, очень близкородственных осотам. При изучении флоры Канарских о-вов, одного из центров видового разнообразия рода *Sonchus*, были описаны роды *Sventenia* Font Quer, *Lacticosonchus* (Sch. Bip.) Svent. При пересмотре системы рода *Sonchus* были установлены роды *Embergeria* Boulos (Boulos, 1974b), *Taeckholmia* Boulos (Boulos, 1967), *Babcockia* Boulos (Boulos, 1974b), при ревизии видов, произрастающих в Австралии и Новой Зеландии, — роды *Kirkianella* Allan и *Actites* Lander (Lander, 1976). В настоящее время обоснованность выделения ряда этих родов поставлена под сомнение (Aldridge, 1976; Reifenberger, Reifenberger, 1996).

Для получения дополнительных свидетельств о родственных отношениях в пределах группы *Sonchus* s. l. нами было предпринято карпологическое изучение отдельных видов этого рода, представляющих различные таксономические группы. Карпологический метод с успехом зарекомендовал себя в изучении таких полиморфных в отношении строения семянок групп, как триба *Anthemideae* (Мурадян, 1967, 1968, 1970). Нами ранее было проведено карпологическое исследование видов подтрибы *Hieraciinae* Dum. (Сенников, Илларионова, 2001).

Задачей нашей работы было изучение анатомических и морфологических (в том числе микроморфологических) признаков семянок видов по возможности из всех групп родства *Sonchus* s. l. Опубликованные к настоящему времени описания и изображения семянок отдельных видов (Lavialle, 1912; Aldridge, 1976; Pandey et al., 1978; Kilian, 1997; Sennikov, Illarionova, 1999; Зарембо, Бойко, 1999) не объединены единым обобщением и поэтому не позволяют судить об эволюции структур семянки осотов. Данное исследование было проведено с целью выявления дополнительных диагностических признаков для уточнения положения отдельных видов в системе рода и установления эволюционных тенденций в изменении строения семянки в группе *Sonchus* s. l.

Материал и методика

Изучено морфологическое и анатомическое строение, а также скульптура поверхности семянок 10 видов *Sonchus* s. l., относящихся по классификации L. Boulos (1972, 1973, 1974a, b) к подродам *Sonchus* (*S. arvensis* L. (включая *S. uliginosus* DC.), *S. maritimus* L., *S. palustris* L., *S. oleraceus* L., *S. asper* (L.) Hill, *S. tenerrimus* L.), *Origosonchus* Boulos (*S. bipontinii* Aschers.) и *Dendrosonchus* Sch. Bip. (*S. acaulis* Dum.-Cours., *S. pinnatus* Ait.) рода *Sonchus*, а также к роду *Taeckholmia* (*Sonchus leptocephalus* Cass. =*Taeckholmia pinnata* (L. f.) Boulos). Для исследования каждого вида было взято по 1—2 образца.

Материал для исследования был взят из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Ботанического музея Университета Хельсинки (H).

Список образцов исследованных видов

S. acaulis. Canary Islands, Gran Canaria, West central part of island Tamadaba, pine forest on rock outcrop, 23 III 1978, I. Kukkonen (H).

S. arvensis. Ленинградская обл., г. Тосно, обочина дороги, 1996, А. Сенников.

S. asper. Ленинградская обл., г. Тосно, обочина дороги, 1996, А. Сенников.

S. bipontinii. Tanganyica, W. prov., Kigawa distr., Ugamba, near smaller Mahabi Mts., N 314, 1 VIII 1958, Juniper, Jefford and Mgara (LE).

S. leptocephalus. Teneriffe, A. v. Chamisso et Eschscholtz (LE).

S. maritimus. Ad fossas et secus rivulos prope Sidi-bel-Abbes, 10 Julio 1876, N 146, A. Warion (LE).

S. oleraceus. Ленинградская обл., г. Тосно, обочина дороги, 1996, А. Сенников.
S. palustris. Songaria, Schrenk (LE).
S. pinnatus. Hortus Dorpatensis, 1814, Ledebour (LE).
S. tenerrimus. Espagne, San Felipe de Kativa, 2 VI 1852, Bourgeau (LE); Auf dem zerstörten Grabe Lavrens in Avignon, 4 VII 1807, Mertens (LE).

Семянки размачивали в смеси спирта с глицерином и водой (1 : 1 : 1). Поперечные срезы семянок получены с помощью замораживающего микротома. Готовые препараты заключали в глицерин-желатин. Срезы выполняли отдельно в верхней, средней (в области семядолей) и нижней частях семянок, взятых из внутренней и наружной частей корзинки; сравнение и основное описание проводили по срезам в средней части семянки. Для окраски срезов применяли сафранин. Рисунки с препаратов сделаны с помощью рисовальных аппаратов РА-6 и РА-7. Для каждого вида приведено схематическое строение семянок в средней части и в основании; клеточное строение перикарпия отдельных видов показано для участков семянки, содержащих крупное ребро с проводящим пучком и прилегающее к нему небольшое ребро. Морфологию плодов изучали под бинокулярной лупой МБС-2. Исследование скульптуры поверхности семянок проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM-35C.

Обозначения типов клеток перикарпия соответствуют таковым в работе A. Aldridge (1976), русская терминология дана по работе В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1951).

Для описания поверхности семянки мы применяем терминологию W. Barthlott (1981, 1984) и выделяем 2 уровня скульптуры поверхности семянки: первичный и вторичный. Эпикутикулярные структуры, составляющие третичный уровень скульптуры, нами не обнаружены. Исследован рельеф поверхности всех частей семянки; описание выполнено по фрагментам поверхности из средней части семянки.

Результаты

Морфологическое строение семянок

Семянки изученных видов *Sonchus* соломенно-желтые, серые или темно-краснокоричневые, веретеновидные, вальковатые или угловато-цилиндрические, в сечении округлые, эллиптические или угловатые, с закругленной верхушкой и конусовидно суженным или слегка закругленным основанием. Размер семянок составляет 1.8—3.8 мм дл., 0.5—1.5 мм шир. Семянки с 8—20 обычно отчетливо, реже слабо выраженными ребрами, у некоторых видов без ребер. Поверхность семянок обычно морщинистая, редко (иногда у самых внутренних семянок и у *S. asper*) почти гладкая. Гетерокарпия отсутствует или выражена очень слабо. При гетерокарпии семянки наружного ряда имеют сильно морщинистую и бугорчатую поверхность; внутренние семянки могут быть гладкими или слабо морщинистыми. Паппус диморфный, из многочисленных мягких, очень тонких извилистых щетинок и менее многочисленных жестких толстых прямых щетинок, реже почти мономорфный, из мягких, несколько извилистых щетинок; легко обламывающийся.

Анатомическое строение семянок

Общий план строения семянки четырехмерный, но единичные семянки у некоторых видов могут быть пятимерными (по нашим данным, у *S. leptocephalus*, *S. maritimus*, *S. pinnatus*; по данным N. Kilian (1997), у *S. palustris*, *S. oleraceus*). Перикарпий разделен на 4 лопасти (5 лопастей при пятимерном строении) более или менее выраженными бороздами, легко видимыми на всем протяжении семянки, если ребра слабо обособлены, и заметными лишь в основании семянки (в месте прикрепления к цветоложу), если ребра хорошо выражены (*S. asper*, *S. arvensis*). Лопастями перикарпия семянок у видов *Sonchus* мы называем (как в работах: Sennikov,

Illarionova, 1999; Сенников, Илларионова, 2000) метамеры радиальной симметрии строения семянки, в которых центральное положение занимает главный проводящий пучок. Лопасти всегда разделены (хотя бы только в основании семянки) бороздами, строение лопастей не зависит от случайных изменений очертаний семянки и является видоспецифичным.

Строение перикарпия в пределах рода *Sonchus* достаточно разнообразно. Экзокарпий однорядный, состоящий из тонкостенных клеток с выростами наружных периклинальных стенок или без них. Мезокарпий многорядный, с 4 (5) главными проводящими пучками, следы которых слабо различимы в зрелой семянке. В средней части семянки на поперечном срезе склеренхима проходит 8—20 обособленными или отчасти сливающимися тяжами, у некоторых видов (*S. asper*) — непрерывным кольцом, в котором выделяются находящиеся в ребрах расширения, структурно соответствующие тяжам. В каждой лопасти перикарпия расположены обычно 5 тяжей склеренхимы (реже имеются только 3 тяжа или менее); далее в тексте различные тяжи склеренхимы, как и ребра, в которых проходят эти тяжи, обозначены как «центральный» (с адаксиально прилегающим проводящим пучком), «боковые» и находящиеся между ними (если есть) «промежуточные» тяжи. У всех изученных видов, кроме *S. leptocephalus*, центральный и боковые тяжи дифференцированы на участок склереид и 1—2 участка более толстостенных клеток либриформа, примыкающих к склереидам в латеральном или адаксиальном положении. Паренхимная ткань отделяет одним рядом клеток склеренхиму от экзокарпия, а также разделяет тяжи склеренхимы. У большинства видов *Sonchus* она представлена гидроцитами — паренхиматозными клетками с многочисленными крупными перфорациями на заметно лигнифицированных стенках; у *S. leptocephalus* паренхимная ткань состоит из нелигнифицированных клеток без заметных перфораций. Под мезокарпием расположена воздушная полость, находящаяся на месте разрушенных клеток бывшей внутренней зоны стенки завязи. Семенная кожура в зрелой семянке разрушена и представлена остатками клеточных стенок. Эндосперм образован 2 рядами клеток. Изучение зародыша не входило в задачи исследования.

Ниже мы приводим описания морфологических и анатомических признаков отдельных видов *Sonchus* s. l. Некоторые количественные признаки приведены в табл. 1.

S. tenerrimus (табл. I, *1*, *3*, *5*; табл. II, *1*; рис. 1, *1*)

Семянки веретеновидные, отчетливо четырехлопастные, морщинистые, со слабо выраженными 12 ребрами, в поперечном сечении эллиптические (табл. I, *5*). На поперечном срезе в средней части перикарпия видны 20 обособленных тяжей склеренхимы, резко неравных по диаметру и по составу: наиболее крупные 12 (центральные и боковые) тяжей дифференцированы на участок склереид и 2 участка либриформа, примыкающих к склереидам в латеральном положении, остальные состоят только из клеток либриформа (табл. I, *1*, *3*). В основании семянки имеется 12 обособленных тяжей склеренхимы (рис. 1, *1*). Склеренхима отделена от экзокарпия 1—2 рядами гидроцитов.

S. oleraceus (табл. I, *7*; табл. II, *2*—*6*; рис. 1, *2*, *3*)

Семянки несколько уплощенные, отчетливо четырехлопастные, морщинистые, со слабо выраженными 12 ребрами, в поперечном сечении эллиптические. На поперечном срезе в средней части перикарпия расположено 20 тяжей склеренхимы, из которых боковые и промежуточные тяжи в латеральных лопастях и все тяжи в дорсальной (абаксиальной) и вентральной (адаксиальной) лопастях почти сливаются в пределах каждой лопасти (рис. 1, *2*). Дифференциация склеренхимы, как у *S. tenerrimus* (табл. I, *7*). В основании семянки все тяжи склеренхимы хорошо обособлены (рис. 1, *3*). Склеренхима отделена от экзокарпия одним, иногда между тяжами двумя рядами гидроцитов.

ТАБЛИЦА 1

Количественные признаки морфологического и анатомического строения семянок видов *Sonchus* (дополнительные объяснения см. в тексте)

Вид	Длина семянки, мм	Ширина семянки, мм	Число тяжей склеренхимы*	Число клеток склеренхимы**		Число рядов гидроцитов или клеток паренхимы	
				в центральных тяжах латеральных лопастей	в боковых тяжах	над тяжами	между тяжами
S. acaulis	3.7—3.8	1.3—1.4	4 + (8)	55—70 + + 25—40	0 + 20—50	1—2	2—3
S. arvensis	2.5—3.5	1.0—1.5	12 + 0 + 12	55—65 + + 25—30	10—15 + + 10—15	2—4	1—2
S. asper	2.5—2.8	0.8—1.0	((8) + 4)	85—95 + + 25—30	40—50 + + 6—10	1	1
S. bipontinii	2.6—2.8	0.7—0.8	4 + 8 + 8	45—55 + + 20—25	10—12 + + 6—15	1—2	1
S. leptocephalus	1.8—2.3	0.5—0.6	(12—20)	0 + 30—55	0 + 12—25	—	0—1
S. maritimus	2.8—3.2	0.8—1.0	4 + 4—8 + 8	40—55 + + 20—25	5—15 + 5—15	2—5	1—3
S. oleraceus	3.5—3.7	0.7—1.0	12 + 8	50—65 + + 15—30	10—15 + + 5—10	1	1(2)
S. palustris	3.5—3.8	1.2	4 + 8 + 12	35—45 + + 20—25	12—18 + + 10—15	2—5	2—3
S. pinnatus	2.1—2.3	0.7—0.8	4 + (8—16)	35—55 + + 25—50	15—25 + + 25—35	1—2	2—3
S. tenerrimus	2.5—3.3	1.2	12 + 0 + 8	80—140 + + 30—40	25—30 + + 5—10	1—2	1—2

Примечание. * — число тяжей склеренхимы, различимых на поперечном срезе центральной части семянки, указывается следующим образом: первое число — количество центральных тяжей и сопоставимых с ними по размеру боковых тяжей, второе число — количество небольших боковых тяжей, третье число (если есть) — количество промежуточных тяжей или участков межреберной склерификации; скобки означают постоянное или возможное слияние тяжей в средней части семянки. ** — первое число обозначает количество склереид, второе — количество клеток либриформа.

S. asper (табл. I, *2*, *4*; табл. II, *7*; рис. 1, *4*, *5*)

Семянки сильно дорсивентрально уплощенные, гладкие, в нижней части по ребрам ворсинчатые, с 8 расставленными ребрами и очень слабо заметными только в основании семянки бороздами, в поперечном сечении в средней части ланцетно-эллиптические. На поперечном срезе в средней части перикарпия имеется сплошное кольцо склеренхимы с 8 необособленными тяжами в ребрах; тяжи склеренхимы, заполняющие центральные ребра латеральных лопастей перикарпия, несколько крупнее остальных (рис. 1, *4*). Склереиды занимают бо́льшую часть каждого ребра; межреберное пространство и основания ребер заняты клетками либриформа (табл. I, *2*, *4*). В основании семянки обособляется по 3 тяжа склеренхимы в латеральных лопастях (рис. 1, *5*). Склеренхима отделена от экзокарпия одним рядом гидроцитов.

S. leptocephalus (табл. II, *8*—*10*; рис. 1, *6*, *7*; рис. 2, *2*)

Семянки цилиндрические, слабоморщинистые, с 12—15 слабо выраженными ребрами, сгруппированными в 4—5 слабо выраженных лопастей; в поперечном сечении округло-эллиптические. На поперечном срезе в средней части перикарпия

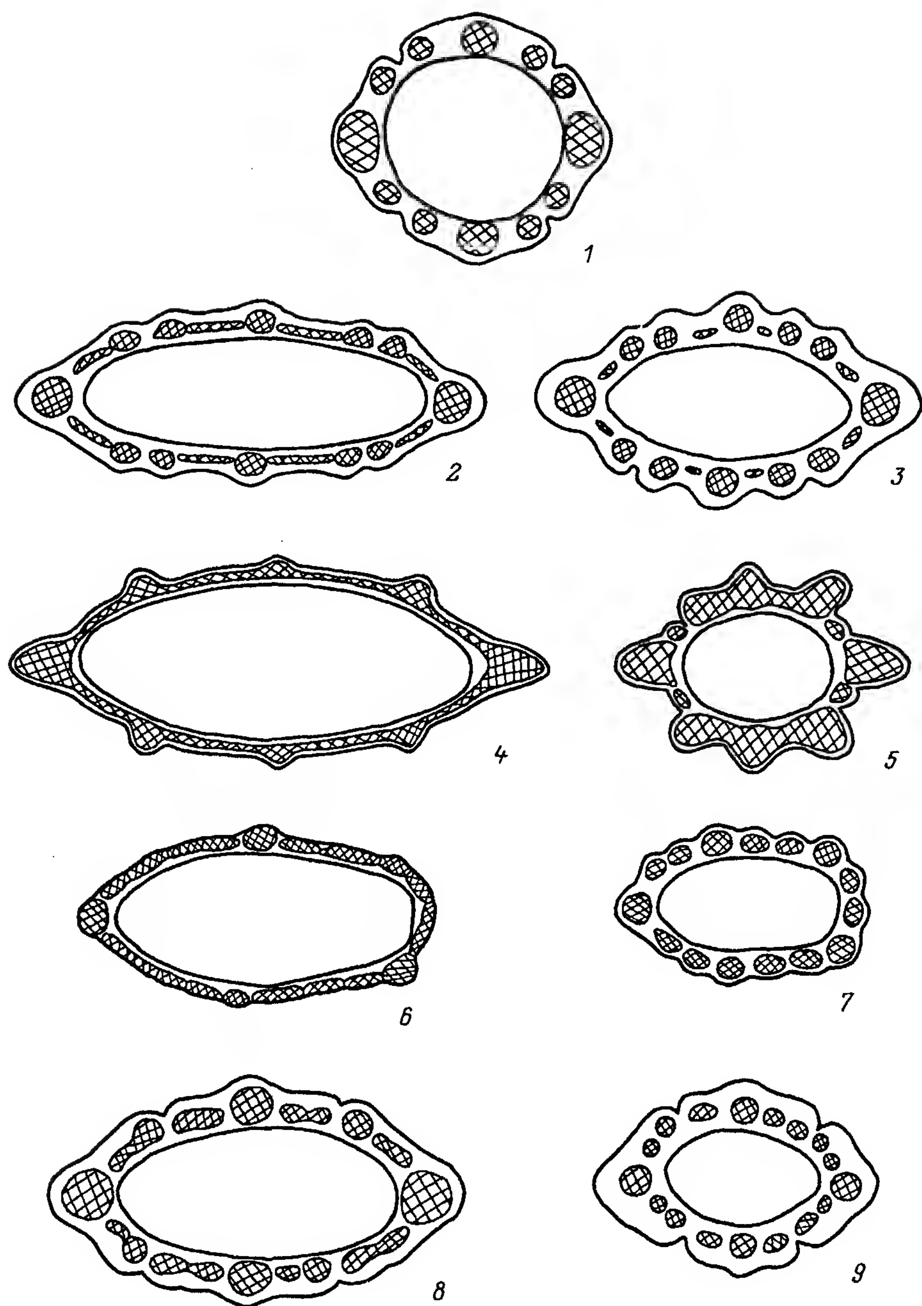


Рис. 1. Схема попсречного среза семянки видов *Sonchus*.

1 — *S. tenerrimus* (в основании); *2, 3* — *S. oleraceus*: в средней части (*2*) и в основании (*3*); *4, 5* — *S. asper*: в средней части (*4*) и в основании (*5*); *6, 7* — *S. leptocephalus*: в средней части (*6*) и в основании (*7*); *8, 9* — *S. pinnatus*: в средней части (*8*) и в основании (*9*); *10, 11* — *S. acaulis*: в средней части (*10*) и в основании (*11*); *12, 13* — *S. bipontinii*: в средней части (*12*) и в основании (*13*); *14, 15* — *S. palustris*: в средней части (*14*) и в основании (*15*); *16* — *S. arvensis* (в основании); *17* — *S. maritimus* (в основании).

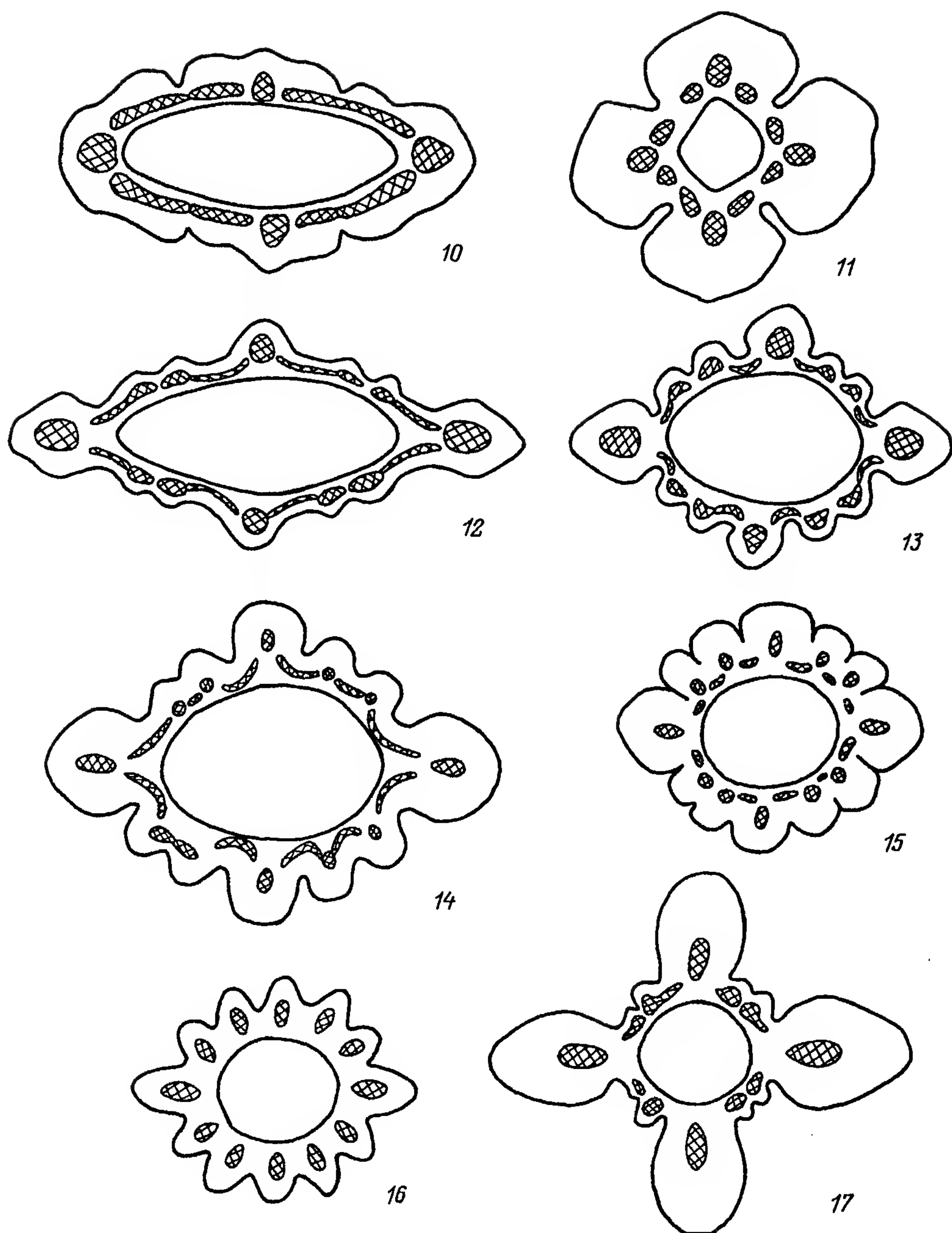
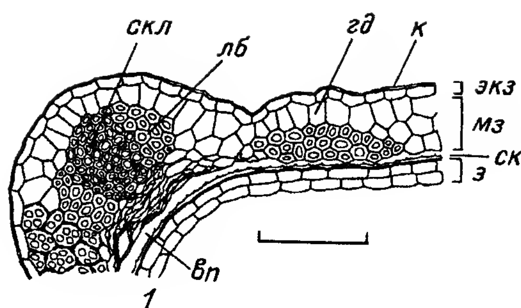
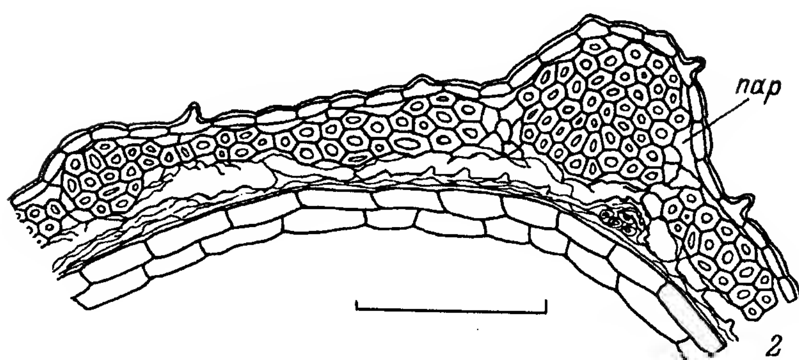
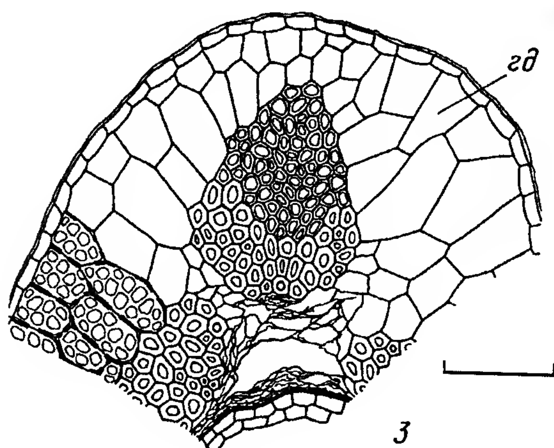
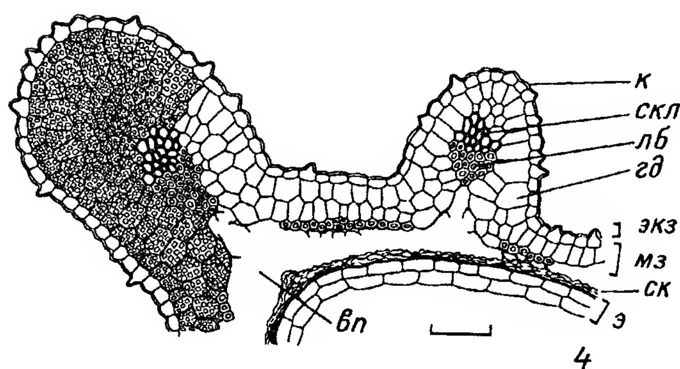


Рис. 1 (*продолжение*).


скл
лб
гд
к
экз
мз
ск
э
вп
1


пар
2


гд
3


к
скл
лб
гд
экз
мз
ск
э
вп
4

видны 12—20 почти слившихся, состоящих только из клеток либриформа тяжей склеренхимы (рис. 1, *6*; 2, *2*); 4—5 центральных тяжей едва увеличены. В основании семянки в каждой лопасти проходит по 3 хорошо обособленных, почти равных тяжа склеренхимы (рис. 1, *7*). Под экзокарпием имеется 1 прерванный ряд паренхимных клеток.

S. pinnatus (табл. II, *11*; рис. 1, *8*, *9*; рис. 2, *1*)

Семянки цилиндрические, слабоморщинистые, с 12—15 слабо выраженными ребрами, сгруппированными в 4—5 лопастей, в поперечном сечении округло-эллиптические. На поперечном срезе в средней части перикарпия расположено 12—15 неравных округлых более или менее обособленных тяжей склеренхимы, состоящих из участка склереид и латерально прилегающих к нему 2 участков либриформа; в пределах отдельных лопастей боковые и промежуточные тяжи могут сливаться между собой (рис. 1, *8*; 2, *1*). В основании семянки в каждой лопасти проходит 3—5 обособленных, неравных тяжей склеренхимы (рис. 1, *9*). Под экзокарпием проходят 1—3 ряда гидроцитов.

S. acaulis (табл. II, *12—14*; рис. 1, *10*, *11*; рис. 2, *3*)

Семянки цилиндрические, внутренние — с морфологически не выраженными ребрами, гладкие; наружные — с 4 слабо дифференцированными на 12 ребер лопастями, сильноморщинистые. На поперечном срезе в перикарпии расположено 4 обособленных округлых тяжа склеренхимы в центральной части каждой лопасти, дифференцированных на абаксиальную зону склереид и адаксиальную зону либриформа (рис. 2, *3*), и 8 тангенциально вытянутых боковых тяжей, состоящих из клеток либриформа, сливающихся в средней части (рис. 1, *10*) и свободных в основании и на верхушке семянки (рис. 1, *11*). Склеренхима отделена от экзокарпия 1—3 рядами гидроцитов.

S. bipontinii (табл. I, *8*; табл. II, *15*; рис. 1, *12*, *13*), *S. palustris* (табл. I, *9*; табл. II, *16—18*; рис. 1, *14*, *15*)

Семянки четырехгранные, угловато-цилиндрические, несколько дорсивентрально сплюснутые, в сечении ромбические, морщинистые, с 4 крупными и 8 мелкими ребрами. На поперечном срезе в перикарпии расположены соответствующие ребрам 4 крупных и 8 более мелких тяжей склеренхимы, между которыми находятся 8—12 небольших склерифицированных участков, расположенных только в лопастях (*S. bipontinii* — табл. I, *8*; рис. 1, *12*, *13*) или также и между лопастями (*S. palustris* — табл. I, *9*; рис. 1, *14*, *15*). В основании семянки наблюдаются те же структуры. Дифференциация склеренхимы, как у *S. acaulis*. Склеренхима отделена от экзокарпия 2—5 (у *S. palustris*) или 1—2 (у *S. bipontinii*) рядами гидроцитов.

S. arvensis (табл. I, *10*; табл. II, *19—21*; рис. 1, *16*; рис. 2, *4*)

Семянки четырехгранные, угловато-цилиндрические или вальковатые, несколько дорсивентрально сплюснутые, морщинистые, с 12 хорошо выраженными, почти равными ребрами (центральные ребра латеральных лопастей немного более крупные), в поперечном сечении эллиптические. Борозды, разделяющие лопасти, заметны

Рис. 2. Поперечный срез зрелой семянки видов *Sonchus*.

1 — *S. pinnatus*, *2* — *S. leptocephalus*, *3* — *S. acaulis*, *4* — *S. arvensis*. *вп* — воздушная полость, *гд* — гидроциты, *к* — кутикула, *лб* — либриформ, *мз* — мезокарпий, *пар* — паренхима, *ск* — семенная кожура, *скл* — склереиды, *э* — эндосперм, *экз* — экзокарпий. Масштабная линейка — 50 мкм.

только в основании семянки. На поперечном срезе в средней части семянки расположены в ребрах 12 обособленных дифференцированных (как у *S. acaulis*) тяжей склеренхимы, между ребрами — 12 обособленных участков либриформа (рис. 2, *4*; табл. I, *10*), которые отсутствуют или очень слабо выражены в основании и в верхней части семянки (рис. 1, *16*). Склеренхима отделена от экзокарпия 1—4 рядами гидроцитов.

S. maritimus (табл. I, *6*, *11*; табл. II, *22—24*; рис. 1, *17*)

Семянки четырехгранные, угловато-цилиндрические, очень слабоморщинистые, с 4 крупными и 4 (8) очень мелкими ребрами, в поперечном сечении ромбические. На поперечном срезе в ребрах расположено 4 крупных обособленных дифференцированных (как у *S. acaulis*) тяжа склеренхимы (табл. I, *11*). Боковые тяжи, состоящие только из клеток либриформа, как правило, расположены парами между крупными ребрами, тесно сближены и разделены едва заметной бороздой (табл. I, *6*); при нарушении симметрии один тяж из пары редуцируется и не обнаруживается на срезе в центральной части семянки, но сохраняется на верхушке и в основании семянки (рис. 1, *17*). Склеренхима отделена от экзокарпия 1—5 рядами гидроцитов.

Скульптура поверхности семянок

У изученных видов рода *Sonchus* признаки поверхности семянок, выявляемые при изучении на сканирующем электронном микроскопе, довольно разнообразны.

Основными признаками первичной скульптуры поверхности являются форма и размер клеток экзокарпия, наличие или отсутствие выростов наружной периклинальной стенки, а также характер кривизны наружной периклинальной стенки. У видов *Sonchus* клетки экзокарпия продолговатые, вытянуты вдоль оси семянки, их длина в 4—6 (10) раз, реже в 3—4 раза (*S. acaulis*) больше ширины. У *S. acaulis* (табл. II, *12—14*) клетки экзокарпия в среднем более длинные (40—55 мкм дл.), чем у прочих изученных видов (30—40 (50) мкм дл.); у *S. leptocephalus* (табл. II, *8—10*) клетки экзокарпия наиболее короткие (20—30 мкм дл.). Поверхность семянки удлиненно-ячеистая, верхняя периклинальная стенка вогнута.

У большей части изученных видов клетки экзокарпия снабжены на апикальном конце коротким коническим выростом наружной периклинальной стенки, приподнимающимся над поверхностью семянки под острым или почти прямым (*S. palustris* — табл. II, *17*, *18*; *S. arvensis* — табл. II, *20*, *21*) углом. Выросты направлены к основанию семянки, реже (*S. leptocephalus*, *S. pinnatus*) к ее верхушке. В пределах семянки эти выросты распределены равномерно; исключением является *S. asper*, у которого в нижней части семянки выросты частые, длинные и направленные под острым углом, а в средней части — очень редкие, направленные почти перпендикулярно поверхности клетки. Отсутствие выростов характерно для *S. maritimus* (табл. II, *23*, *24*) и *S. acaulis*.

Вторичная скульптура поверхности семянок образована рельефом кутикулярного покрова. Наружные периклинальные стенки клеток экзокарпия *S. maritimus* (табл. II. *24*), *S. palustris* (табл. II, *18*), *S. arvensis* (табл. II, *21*) и *S. bipontinii* имеют многочисленные небольшие бугорки кутикулы. Кутикула клеток прочих видов (*S. oleraceus* — табл. II, *6*) лишена бугорков. Кроме того, у всех видов имеется более или менее выраженная складчатость кутикулы наружных периклинальных стенок экзокарпия.

Гетерокарпия, очень слабо выраженная у осотов, более всего влияет на признаки скульптуры поверхности семянки. Экзокарпий наружных семянок *S. oleraceus* состоит из клеток с выростами, одинаково развитыми на всей поверхности семянки (табл. II, *3*, *4*), в то время как все клетки экзокарпия внутренних семянок полностью лишены выростов (табл. II, *5*, *6*).

Обсуждение

Проведенное исследование показало значительное разнообразие формы и анатомического строения семянок в роде *Sonchus* s. l. На основании собственных и литературных данных мы даем краткую характеристику анатомического строения перикарпия семянок *Sonchus*.

Экзокарпий состоит из одного ряда клеток, покрытых кутикулой, схожих на поперечном срезе у всех изученных видов. В мезокарпии в каждой лопасти обычно проходит 3—5 тяжей склеренхимы, количество которых соответствует количеству ребер; между основными тяжами нередко располагаются дополнительные участки склерификации, соединяющие тяжи в прерванное кольцо склеренхимы; у *S. asper* склерификация перикарпия сплошная. У всех изученных видов, кроме *S. leptocephalus*, в каждой лопасти центральный и боковые тяжи склеренхимы дифференцированы на участки склереид и более толстостенных клеток либриформа, окружающих тяж склереид по бокам одной или двумя группами или прилегающих к нему снизу. Промежуточные и дополнительные тяжи состоят только из клеток либриформа. Паренхиматозная ткань у большинства видов представлена гидроцитами (крупноперфорированные, очень слабо одревесневающие паренхимоподобные клетки — sclerified parenchyma по A. Aldridge (1976)), реже — паренхимой (несколько вытянутые несклерифицированные клетки); различение гидроцитов на удлиненные и равносторонние, проведенное A. Aldridge, мы не считаем необходимым. Паренхиматозная ткань сплошным или прерывистым слоем подстилает экзокарпий, а также находится между тяжами склеренхимы (если они имеются). Проводящие пучки в числе 4 (5) расположены под центральными, обычно наиболее крупными тяжами склеренхимы; в зрелой семянке не сохраняются. Под тяжами склеренхимы расположена воздушная полость с облитерированными оболочками клеток паренхимы.

Первичным и наиболее примитивным нам представляется строение семянки описанного в работе Aldridge (1976 : fig. 18, *B*) вида *S. platylepis* Webb из подрода *Dendrosonchus*, произрастающего на Канарских о-вах. Семянка этого вида морфологически не дифференцирована на ребра; в перикарпии проходят 20 почти одинаковых обособленных тяжей склеренхимы. Перикарпий разделен на 4 лопасти (Webb, Bertelot, 1842—1850), в каждой из которых проходят 5 тяжей склеренхимы.

Возможности модификации этого плана строения могут быть показаны на примере других видов с Канарских о-вов. В семянке *S. pinnatus* часть боковых и промежуточных тяжей склеренхимы редуцировалась либо слилась, а у *S. leptocephalus* в каждой лопасти сохранилось только по 3 тяжа. Центральный тяж склеренхимы, проходящий над проводящим пучком, обычно несколько крупнее боковых.

Дальнейшее эволюционное преобразование семянки могло происходить в связи с изменением типа симметрии с радиального на билатеральный. У некоторых видов из подродов *Dendrosonchus*, *Origosonchus* и группы родства *S. arvensis* лопасти перикарпия содержат постоянно 3 тяжа склеренхимы, из которых центральные тяжи в латеральных лопастях в случае несколько уплощенной семянки (*S. arvensis*) или все 4 центральных тяжа (*S. maritimus*, *S. bipontinii*, *S. acaulis*, *S. palustris*) увеличиваются в размерах, нередко с увеличением количества рядов гидроцитов (*S. maritimus*); при этом боковые тяжи небольшие или даже отчасти редуцированные, в основании и верхней части семянки в сечении округлые и обособленные, в средней части семянки могут быть расширенными и сливающимися. Слияние тяжей происходит также при образовании дополнительных участков склеренхимы между тяжами в пределах лопасти (*S. bipontinii*) и даже на месте разделяющей лопасти борозды (в случае *S. arvensis* дополнительные участки склеренхимы не объединяют основные тяжи, а образуют самостоятельные тяжи в основании ребер). Крайняя ступень этого преобразования — ромбическая в сечении семянка *S. maritimus* с очень крупными центральными и почти редуцированными боковыми ребрами.

Несколько иное направление изменения строения семянки обнаруживается в группе родства *S. oleraceus*, объединяющей преимущественно однолетние виды. У

весьма примитивного средиземноморского вида *S. tenerrimus* в лопастях имеется 5 отдельных тяжей склеренхимы, из которых центральные тяжи увеличены, а промежуточные — сильно редуцированы. Семянка гибридогенного по происхождению вида *S. oleraceus* (*S. tenerrimus* × *S. asper*) сохраняет этот план строения, но у нее склеренхима сливается в почти сплошное кольцо. Весьма примечательна очень специализированная семянка у *S. asper*, строение которой сильно отличается от такового у близких видов. В ее мезокарпии имеется сплошное кольцо склеренхимы. Количество ребер редуцировано до 8, причем подверглись редукции боковые ребра латеральных лопастей, а боковые ребра дорсальной и вентральной лопастей переместились и сблизились с центральными ребрами латеральных лопастей. Малоклеточные в сечении боковые тяжи склеренхимы латеральных лопастей наблюдаются в верхней части и в основании семянки и становятся морфологически неразличимыми в ее средней части.

Таким образом, при анализе тенденций эволюционного развития семянки в пределах рода *Sonchus* наиболее примитивными нам представляются виды, группирующиеся вокруг подрода *Dendrosonchus* в объеме, предложенном Aldridge (1976). Эта группа содержит виды, наиболее примитивные по строению семянки и наиболее разнообразные по тенденциям их преобразования. Подрод *Dendrosonchus* мы считаем наиболее обособленной группой в составе *Sonchus* s. l., выделяющейся своеобразием формы листьев и отчасти общего соцветия, но эти признаки едва ли свидетельствуют об обособленности этой группы в ранге рода. Главным центром разнообразия и, по-видимому, местом происхождения осотов является западное Средиземноморье.

Выводы

Признаки строения перикарпия семянок очень важны для построения системы рода *Sonchus*. Таксономически наиболее значимыми являются признаки, различающие секции и группы секций: количество и особенности строения ребер, характер расположения склеренхимной ткани. На основании построенной нами гипотетической схемы эволюционных преобразований структур семянки можно указать следующие примитивные и продвинутые признаки (табл. 2).

Признаки скульптуры поверхности семянок имеют меньшую ценность для систематики рода *Sonchus*. Ни величина и форма клеток экзокарпия, ни наличие или отсутствие выростов наружной периклинальной стенки этих клеток не совпадают с принятым делением рода, различаясь у весьма близких видов. Наличие бугорков кутикулы — общий признак видов секций *Asperi* и *Maritimi*, а также *S. bipontinii* (подрод *Origosonchus*) — может дополнительно свидетельствовать в пользу близкого родства этих групп.

В целом род *Sonchus* s. l. показывает значительную целостность по строению семянок, а также по многим признакам морфологии всего растения. Рассмотренный план строения семянки является единым для всего рода в широком смысле, а тенденции его преобразования захватывают все группы без резких границ между ними. Поэтому нам представляется необоснованным в соответствии с признаками строения семянок и всего растения выделение ряда «мелких» родов, как предложено в монографиях Boulos (1972) и Bremer (1994): роды *Actites*, *Babcockia*, *Embergeria*, *Kirkianella*, *Lactucosonchus* и *Taeckholmia* (=*Atalanthus* DC.), а возможно, и *Sventenia* должны быть объединены с родом *Sonchus*.

Общая система рода *Sonchus*, как и некоторые группы в классификации L. Boulos, нуждается в уточнении систематического положения. На основании нашего исследования можно предложить несколько частных изменений и дополнений к принятым в настоящее время таксономическим группировкам. Монотипный род *Acites* (*Sonchus megalocarpus* (Hook. f.) Black =*Embergeria* subgen. *Megalocarpa* Boulos) должен быть отнесен в синонимы к секции *Asperi* Boulos, а монотипный род *Babcockia* (*Sonchus platylepis*) — к секции *Brachylobi* Boulos из подрода *Dendrosonchus*. Особыми

ТАБЛИЦА 2

Признаки структуры семянки рода *Sonchus*

Примитивный признак	Продвинутый признак
Семянки в сечении округлые	Семянки в сечении угловатые
Семянки неуплощенные	Семянки уплощенные
Радиальный тип симметрии семянки	Билатеральный тип симметрии семянки
В лопасти 5 тяжей склеренхимы	В лопасти меньшее, а также неравное количество тяжей склеренхимы
Тяжи склеренхимы почти равные	Тяжи склеренхимы сильно неравные
Тяжи склеренхимы обособленные	Тяжи склеренхимы отчасти сливающиеся или склерификация перикарпия сплошная
На месте борозд склеренхимы нет	На месте борозд склеренхима есть
Паренхиматозная ткань представлена клетками паренхимы (Aldridge, 1976)	Паренхиматозная ткань представлена гидроцитами (Aldridge, 1976)
Гидроциты немногочисленные	Гидроциты многочисленные

линиями эволюции являются группы родства *S. oleraceus* и *S. arvensis*, которые заслуживают обособления в ранге подродов. По строению семянок мы не обнаружили различий между подродом *Origosonchus* и секциями *Arvenses* (Kirp.) Boulos и *Maritimi* (Kirp.) Boulos, в связи с чем мы предлагаем перенести эти секции из подрода *Sonchus* в подрод *Origosonchus*. Следует также отметить, что обособление групп родства *S. arvensis* и *S. oleraceus*, как и сближение рода *Babcockia* с подродом *Dendrosonchus*, обоснованы также данными исследования рибосомной ДНК (Kim et al., 1996). Также заметим, что *S. tenerrimus*, отнесенный Boulos (1973) к секции *Sonchus*, следует выделить в особую секцию *Tenerrimi* sect. nov. Это перемещение обосновано тем, что лектотип рода *Sonchus*, *S. oleraceus*, является амфидиплоидом, происходящим от гибридизации *S. asper* и *S. tenerrimus* (Stebbins et al., 1953; Boulos, 1973), а *S. oleraceus* и *S. asper* представляют разные секции подрода *Sonchus*.

Sonchus sect. Tenerrimi Sennik. sect. nov.

Plantae annuae vel biennes. Achaenia fusiformia, laeviter compressa, sectione 4-lobata, 12—20-costata.

Typus: *S. tenerrimus* L.

Растения однолетние или двулетние. Семянки веретеновидные, слегка сжатые, на поперечном срезе четырехлопастные, с 12—20 ребрами.

Тип: *S. tenerrimus* L.

Благодарности

Авторы благодарны Г. Ю. Конечной за советы и поддержку при выполнении работы. Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49656 и 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. БИН АН СССР. 1951. Сер. 7. Вып. 2. С. 5—98.

Зарембо Е. В., Бойко Э. В. Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных видов рода *Sonchus* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 66—74.

Мурадян Л. Г. Анатомическое строение семянок некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Биол. журн. Армении. 1967. Т. 20. № 10. С. 82—91.

Мурадян Л. Г. Анатомия плода представителей родов *Cancrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthemis* в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. 1968. Т. 21. № 10 С. 63—67.

Мурадян Л. Г. Сравнительная анатомия семянок представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1970. 19 с.

Сенников А. Н., Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семянок видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) и близких родов // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 37—59.

Aldridge A. E. Anatomy and evolution in the Macaronesian *Sonchus* subgenus *Dendrosonchus* (*Compositae*: *Lactuceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 76. N 4. P. 249—285.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Barthlott W. Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. vol. 25. P. 95—105.

Boulos L. *Taeckholmia*, a new genus of *Compositae* from Canary Islands // Bot. Notiser. 1967. Vol. 120. P. 95—108.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. I. Introduction et classification // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. P. 287—305.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. IV. Sous-genre 1. *Sonchus* // Bot Notiser. 1973. Vol. 126. P. 155—196.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. V. Sous-genre 2. *Dendrosonchus* / Bot. Notiser. 1974a. Vol. 127. P. 7—37.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. VI. Sous-genre 3. *Origosonchus* Genres *Embergeria*, *Babcockia* et *Taeckholmia*. Species exclusae et dubiae. Index // Bot. Notiser. 1974b. Vol. 127. P. 402—451.

Bremer K. New subtribes of the *Lactuceae* (*Asteraceae*) // Novon. 1993. Vol. 3. P. 328—330.

Bremer K. *Asteraceae* — cladistics and classification. Portland (Oregon), 1994. VI + 752 p.

Jeffrey C. Notes on *Compositae*, 1: The *Cichorieae* in East Tropical Africa // Kew Bull. 1966. Vol. 18. P. 427—486.

Kilian N. Revision of *Launaea* Cass. (*Compositae*, *Lactuceae*, *Sonchinae*) // Englera. 1997. Vol. 17. P. 1—478.

Kim S.-C., Crawford D. J., Jansen R. K. Phylogenetic relationships among the genera of the subtribe *Sonchinae* (*Asteraceae*): evidence from ITS sequences // Syst. Bot. 1996. Vol. 21. N 3. P. 417—432.

Lander N. S. *Actites*, a new genus of *Compositae* from Australia // Telopea. 1976. Vol. 1. P. 129—135.

Lavialle P. Recherches sur le developpement de l'ovaire en fruit chez les Composées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1912. Vol. 15. P. 39—152.

Pandey A. K., Singh R. P., Suman Hopra. Development and structure of seeds and fruits in *Compositae* — *Cichorieae* // Phytomorphology. 1978. Vol. 28. N 2. P. 198—206.

Reifenberger U., Reifenberger A. Vereinigung der Gattung *Taeckholmia* Boulos mit der Gattung *Sonchus* L. (*Compositae*) und Emendation des Subgenus *Dendrosonchus* Sch. Bip. // Feddes Repert. 1996. Bd 107. N 5-6. S. 311—319.

Sennikov A. N., Illarionova I. D. Reclassification of *Prenanthes pendula* (*Asteraceae*, *Cichorieae*) // Comp. Newsl. 1999. Vol. 34. P. 47—55.

Stebbins G. L. A new classification of the subtribe *Cichorieae*, family *Compositae* // Madroño. 1953. Vol. 12. P. 65—81.

Stebbins G. L., Jenkins J. A., Walters M. S. Chromosomes and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae* // Univ. Calif. Publ. Bot. 1953. Vol. 26. P. 401—430.

Webb P., Bertelot S. Histoire naturelle des Iles Canaries. Paris, 1842—1850. T. 3. Pt 2. Sect. 2. P. 1—496, Pl. 37—136 b.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: sennikov@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 19 II 1999

SUMMARY

The genus *Sonchus* L. s. l. was studied with respect to the morphology, achene anatomy and micromorphology. 10 representatives of all subgenera of *Sonchus* s. str. and the genus *Taeckholmia* were analysed. Pericarp of all the species studied has 4 (5) lobes (sometimes very feebly pronounced), each of which is differentiated into 3—5 sclerenchyma strands. The most primitive achene structure was found in the subgenus *Dendrosonchus* (especially in *S. platylepis*), whose species have pericarp with 3—5 separated sclerenchymatous strands of equal or nearly equal size in each lobe. Further differentiation in this achene type is in the type of symmetry, which raises from radial to bilateral type with the most prominent central strand in each lobe of the pericarp. *S. asper* possesses one of the most specialised structures of achene having ribs reduced in number (8) and sclerenchyma strands fused together. The *S. arvensis* group shows another type of structure with very prominent central strands and reduced lateral ones. The data about achene anatomy support the conclusion to keep the genus *Sonchus* s. l. as a single one including some segregates (*Actites*, *Babcockia*, *Embergeria*, *Kirkianella*, *Lactucosonchus*, *Sventenia*, *Taeckholmia* (=*Atalanthus*)). The genus *Actites* is to be included into the section *Asperi*, the only species of the genus *Babcockia* is to be treated as a member of the section *Brachylobi* within the subgenus *Dendrosonchus*. *S. arvensis* and *S. oleraceus* are representatives of special evolutionary lines and are worthy to be separated into different subgenera. A new section, *Tenerrimi* Sennik., is described to accommodate *S. tenerrimus*, an amphidiploid species which has arisen from the hybridization between *S. oleraceus* and *S. asper*, both referring to separate sections.

УДК 581.44/45:582.632.1+630*181.61 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© Л. С. Ермолова, Я. И. Гульбе, Т. А. Гульбе, А. И. Уткин

РОСТОВЫЕ ПОБЕГИ КАК ЭЛЕМЕНТ СТРУКТУРЫ КРОН В ПОЛОГЕ БЕРЕЗНЯКА

L. S. ERMOLOVA, J. I. GULBE, T. A. GULBE, A. I. UTKIN. THE LONG SHOOTS AS AN ELEMENT OF CRONE STRUCTURE IN CANOPY OF A BIRCH STAND

В 55-летнем древостое березы повислой *Betula pendula* изучали морфо-экологические характеристики ростовых побегов: число, массу и площадь поверхности, удельную листовую поверхность (SLA) листьев разных генераций, массу и длину осевой части побега, а также изменения этих показателей вдоль оси побега и по протяженности крон деревьев. Листья весенней генерации имеют в среднем бóльшую площадь и меньшую SLA, чем листья летней. У последней изменение площади поверхности и SLA вдоль оси побега подчиняются кривой Кренке. Масса и площадь листьев, приходящихся на 1 см побега, увеличиваются от верхней границы полога к его основанию. То же свойственно SLA листьев обеих генераций. Регрессионная зависимость площади поверхности листьев от произведения их длины на ширину несколько различается для листьев весенней и летней генераций.

Ключевые слова: *Betula pendula*, дерево, крона, побеги, масса листьев, площадь поверхности листьев, удельная листовая поверхность (SLA), закономерности изменения в толще полога.

Продукционный процесс растительных сообществ во многом определяется массой и площадью поверхности листьев в сочетании с интенсивностью фотосинтеза. Распределение площади листовой поверхности в пологе — одна из важнейших предпосылок для моделирования экофизиологических и биофизиологических процессов, связанных с поглощением света, инфильтрацией осадков и др., а также для изучения растительного покрова с использованием дистанционных методов и информации о составе и структуре лесов (Уткин и др., 1997).

В последнее время лесоводы ряда стран обращают существенное внимание на выращивание насаждений березы — очень высокопродуктивной древесной породы, не требующей при лесовыращивании больших трудозатрат на возобновление и рубки ухода. Интересна структура побегов в пологе березняков, обеспечивающая при интенсивном линейном приросте осей высокую общую продуктивность фитоценозов за счет поддержания листовой поверхности в режиме достаточного обеспечения полога солнечной радиацией.

В настоящей статье обсуждаются результаты изучения ростовых побегов, а именно: 1) число листьев на побегах, средняя площадь поверхности одного листа и изменение этих характеристик по высоте крон деревьев; 2) изменение у деревьев разной высоты площади листьев вдоль длины побега и в зависимости от числа листьев на нем; 3) изменение массы, длины годичного побега и массы единицы его длины по высоте кроны; 4) изменение удельной листовой поверхности (specific leaf area, SLA) по длине побега и в зависимости от положения в толще полога.

Материалы и методика

Образцы побегов *Betula pendula* Roth отбирали при исследовании модельных деревьев для определения фитомассы, годичной продукции и изучения закономерностей их распределения в пологе в 1989 г. в Покровском лесничестве Угличского лесокомбината Ярославской обл. Методика этих исследований описана ранее (Уткин и др., 1984; Уткин, 1986). В результате рубок прошлых лет в исследуемом районе на месте ельников и елово-сосновых сообществ (суборей) сформировались высокопродуктивные (1а, 1 классы бонитета) березняки разного возраста. Древостои их образованы березой повислой *Betula pendula* Roth с небольшим участием березы пушистой *B. pubescens* Ehrh.

При исследовании модельных деревьев во 2-й половине августа отбирали образцы для морфологического изучения листьев и побегов в 55-летнем березняке (средний диаметр 18.9 см, средняя высота 27 м, протяженность крон 7—14 м). У 4 модельных деревьев одного возраста, но разной толщины и высоты в каждой 1-метровой секции полога брали по 5—6 ростовых побегов. Отбирали типичные для слоя побеги по возможности с неповрежденными насекомыми листьями. В лаборатории измеряли общую длину побегов, подсчитывали число листьев и замеряли их длину и ширину, определяли площадь поверхности методом взвешивания отпечатков. После высушивания до постоянного веса побегов и листьев на весах ВЛВ-100 (точность ± 0.005 г) определяли массу побегов (точнее их осей) без листьев, а также массу черешка и листовой пластинки каждого отдельного листа. Последнее достигалось сушкой побегов с пронумерованными листьями в прессах. Показатели массы и площади поверхности листьев использовали затем для определения SLA и статистических анализов (Ермолова и др., 2000). Анализ связи включал метод регрессий и другие приемы вариационной статистики.

Результаты и обсуждение

Р а с п р е д е л е н и е р о с т о в ы х п о б е г о в с р а з н ы м ч и с л о м л и с т ь е в п о г л у б и н е к р о н ы д е р е в а. По данным 4 модельных деревьев (высота 28, 28, 24 и 21 м), у 2 высоких деревьев (28 м) в верхней части крон преобладают 4—5-листные побеги (20—30 %), столько же 3-листных. Значительную долю (до 15 %) составляют 7—8-листные побеги. В средней и нижней частях сосредоточены преимущественно 4—6-листные побеги, а в самых нижних слоях, кроме того, еще и 7—8-листные, которые в средней части кроны, напротив, очень малочисленны. У деревьев несколько меньшей, чем средней для древостоя, высоты (24 м) наиболее часто представлены 5—6-листные побеги. Они довольно равномерно распределены по всей протяженности кроны. Лишь на самой вершине доминирование переходит к 7—8-листным, в нижней же части кроны долевое участие 5—6-листных побегов доходит до 70—90 %. В среднем для всей толщи крон деревьев такой высоты на долю 5—6-листных побегов приходится 20—30 %. В нижней же части крон возрастает число 7-листных побегов. Относительное число побегов с большим числом листьев мало и сосредоточены они преимущественно на вершинах крон и в самых нижних секциях, где их до 10 %.

У низких деревьев (21 м) преобладают 5—7-листные побеги, распределенные по протяженности крон более или менее равномерно; лишь в нижних секциях доля их

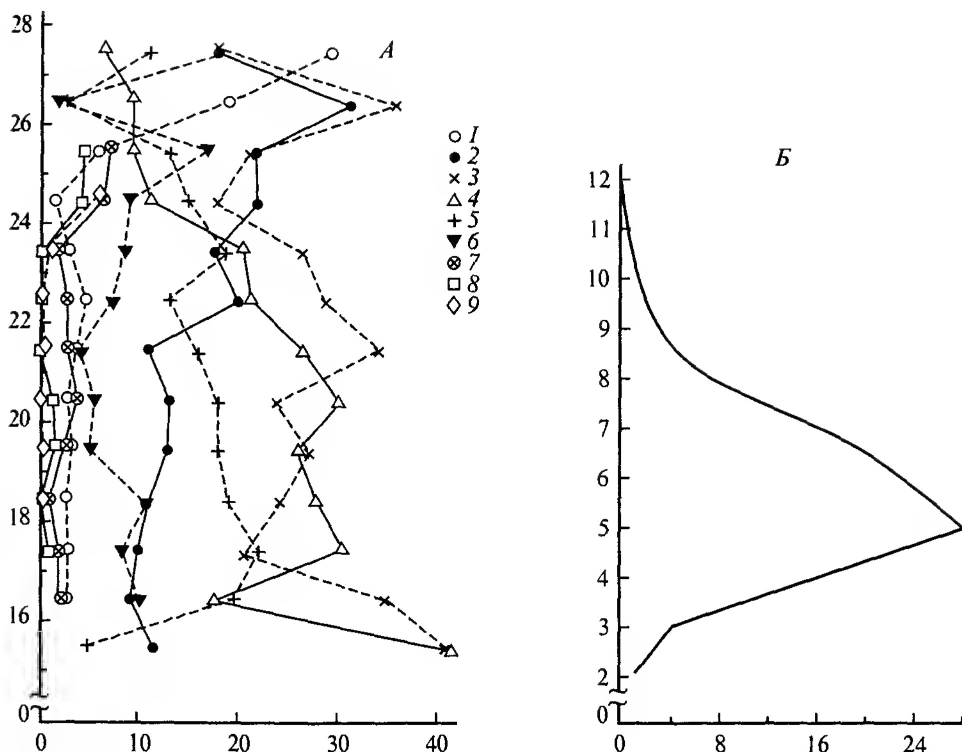


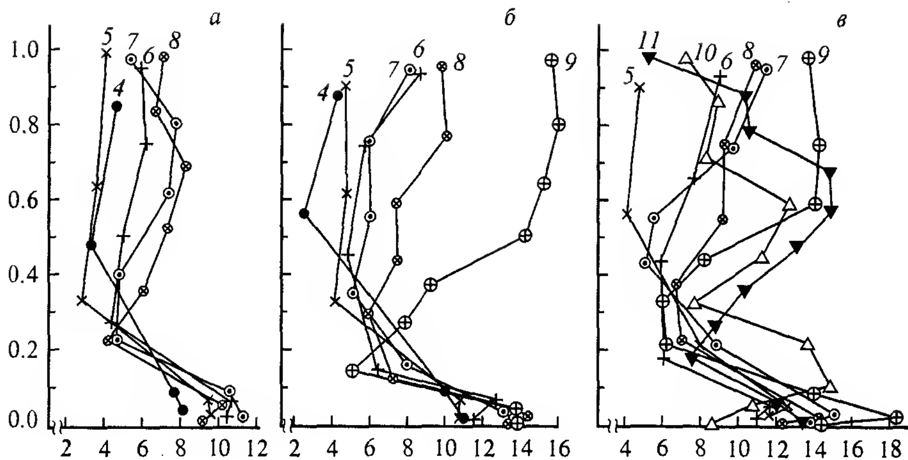
Рис. 1. Распределение ростовых побегов с разным числом листьев по глубине полога (*А*) и их средняя встречаемость (*Б*).

Побеги с числом листьев: *1* — 3 шт., *2* — 4, *3* — 5, *4* — 6, *5* — 7, *6* — 8, *7* — 9, *8* — 10, *9* — 11—13 шт. По оси ординат — глубина полога, м (*А*); число листьев, шт. (*Б*). По оси абсцисс — число побегов, %.

возрастает до 40—50 %. В самых же верхних слоях кроны значительный процент (до 15—30 %) приходится на более многолистные (по 9—12 листьев) побеги.

В целом же в кронах деревьев разной высоты побеги распределены достаточно закономерно: преобладание 3—5-листных в верхней трети, 5—6-листных в средней и особенно нижней третях крон (рис. 1, *А*). Без учета высоты дерева и секции кроны наибольшая встречаемость характерна для 5—6-листных побегов (25—28 %), но много также 4- и 7-листных (по 16 %), тогда как доля 9—12-листных побегов составляет в среднем около 1 % (рис. 1, *Б*).

Площадь листьев ростовых побегов. Площадь отдельного листа зависит от положения побега в пологе, длины его и общего числа листьев на побеге, а также от места прикрепления листа вдоль оси побега. Для сравнения средняя длина побегов с определенным числом листьев принималась за единицу и местоположение каждого листа, начиная от основания побега, выражалось в долях единицы. Выяснилось, что листья весенней генерации у основания побегов разной длины имеют примерно одинаковую площадь, составляющую в верхней, средней и нижней частях полога соответственно 8—11, 11—14 и 11—18 см^2 (рис. 2, *А*). Площадь следующих непосредственно за ними листьев летней генерации всегда заметно меньше, чем весенних. В верхней части крон она примерно одинакова для всех последующих листьев по оси побега и составляет для 4—5- и 6—8-листных побегов 3—5 и 4—8 см^2. Закономерности распределения листьев 4—5-листных побегов в средней и нижней частях крон такие же, как и в верхней части. Но у 6—8-листных побегов прослеживается увеличение площади листьев к концу побега до 8—10 см^2 в средней и до 12 см^2 в нижней частях крон. У 9-листных побегов, представленных обычно в нижних частях крон, эта тенденция проявляется еще заметнее: площадь листьев в срединной и



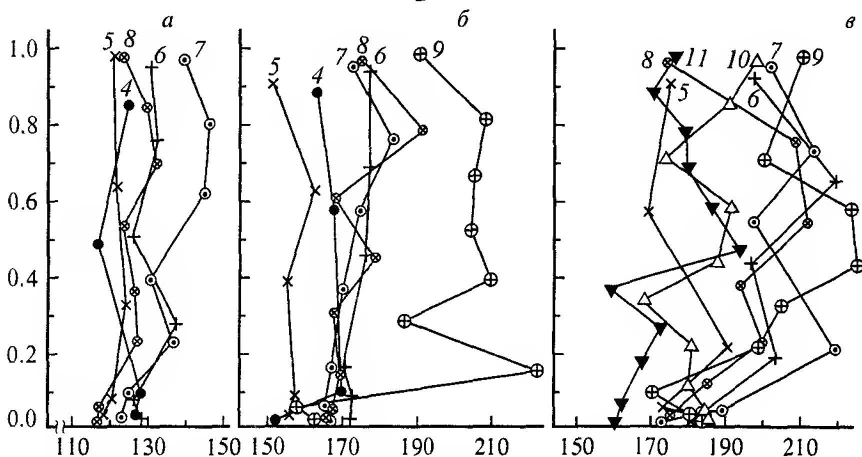


Рис. 2. Изменение средней площади листа (*А*) и удельной листовой поверхности (*Б*) ауксибластов березы с разным числом листьев (4—11) вдоль длины побега в разных слоях полога.

а — 24—28 м, *б* — 19—24, *в* — 15—19 м. По оси ординат — длина побега, доля. По оси абсцисс — площадь листа, см^2 (*А*); удельная листовая поверхность, см^2/г (*Б*).

апикальной частях побегов достигает 14—16 см^2. У побегов с большим числом листьев (10—12 шт.) листья такой площади располагаются только в средней части побега, постепенно уменьшаясь к концу побега до 5—6 см^2.

Изменение площади листьев, следующих друг за другом вдоль годичного побега, с максимумом в средней его части, свойственно и другим древесным породам, например липе мелколистной (Фролов, Куклаева, 1989а, б), у которой максимум площади приходится на 3—4-й лист как для 6-листного, так и 8-листного побега. Отличие березы состоит в том, что функциональные, возрастные, онтогенетические и прочие особенности листьев брахибластов и ауксибластов, равно как и листьев весенней и летней генерации последних, еще более дифференцированы. Первые 2—3 листа весенней генерации ауксибластов образуют как бы особую, общую с листьями брахибластов популяцию. Увеличение же площади листьев вдоль длины побега начинается с 3—4-го листа. Максимальная площадь приходится на 7—8-й лист от места прикрепления побега (0.6—0.8 его относительной длины без учета 0.1—0.3 «весенней» части).

Таким образом, изменение площади листьев вдоль длины побега соответствует кривой Н. П. Кренке (Кренке, 1940), который объясняет ее форму возрастными изменениями метамеров. А. К. Фролов и Е. Г. Куклаева (1989а, б), изучавшие у липы мелколистной изменчивость фотосинтетического аппарата листьев по длине побега, нашли, что наибольшая его мощность приходится на 3—4-й лист независимо от длины побега. По-видимому, для березы таким листом является 4—5-й от начала «летней» части побега.

Изменение массы листа вдоль длины побега на разных высотных уровнях сходно с изменением их площади и специально здесь поэтому не рассматривается. Имеющиеся же различия проявляются в показателях SLA.

Изменение SLA по длине побега и по глубине полога. Поскольку SLA является функцией массы и площади листа (Ермолова, Уткин, 1998), то закономерности количественного изменения этих показателей по длине побега и с глубиной полога отражаются на величине самой SLA, в том числе и в отношении световых и теневых листьев крон и полога в целом. У малолистных побегов SLA листьев весенней и летней генераций различается мало и почти постоянна по всей длине побега (рис. 2, *Б*). У 6—8-листных побегов при заметном колебании SLA по длине побега она в среднем на 15—20 см²/г больше, чем у малолистных, у 9-листных еще выше примерно на такую же величину. У многолистных побегов величина SLA листьев летней генерации, являющихся физиологически более активными, намного (на 10—40 см²/г) больше, чем у листьев весенней генерации, расположенных у основания побега. Листья этих побегов имеют максимальные значения SLA в середине побега. К концу побега SLA уменьшается, по-видимому из-за неполной сформированности листовой пластинки, о чем свидетельствует и меньшая площадь таких листьев.

У березы наибольшая SLA, рассчитанная на абсолютно сухую массу, приходится на 6—7-й лист от основания побега, т. е. на 4—5-й лист от начала «летней» части побега; здесь, как выяснилось, и площадь их бывает наибольшей. Для липы вычисленные нами, по данным Фролова, Куклаевой (1989а), показатели SLA на свежую массу листьев изменяются по длине побега довольно сходно.

Анализ показателей SLA, полученных по модельным побегам ауксибластов с 4 деревьев, показал, что темпы и направление изменения SLA среднего листа по глубине полога сходны для листьев весенней и летней генераций, хотя последние всегда характеризуются более высокой SLA. Для разных деревьев значения SLA по абсолютной величине также значительно различаются. Но если провести двойное нормирование, т. е. глубину слоя выразить в относительных единицах от длины кроны, а величину SLA в относительных единицах от наибольшей для этого дерева SLA, то закономерности ее изменения с глубиной полога становятся более четкими и сходными как для побегов весенней, так и летней генераций (рис. 3).

Средняя масса и длина осевой части ауксибластов в пологе. При взятии образцов побегов в один и тот же год средняя масса ауксибласта в абсолютно сухом состоянии заметно различается для разных деревьев. Коэффициент вариации (C_V) в среднем равен 33 % и достоверно уменьшается по слоям от вершины к основанию кроны. Вариация массы ауксибластов по высоте кроны (и по слоям полога) также значительна (табл. 1). Среднюю длину ауксибластов по слоям крон можно считать постоянной ($C_V = 2$ %). Размах колебаний средней длины ауксибластов для отдельных деревьев также значительно меньше варьирования их массы ($C_V = 14$ %).

Для характеристики закономерностей облиствения ауксибластов целесообразно пользоваться относительными, связанными с длиной побега величинами, например массой единицы длины побега. Так как средняя длина побега по протяженности крон постоянна, а масса его уменьшается к основанию кроны, ясно, что средняя масса 1 см длины побега также убывает от вершины к основанию кроны (рис. 4, *А*). При этом у более крупных деревьев масса 1 см длины побега бывает в среднем в 1.5 раза больше, чем у деревьев меньшей высоты и диаметра. Варьирование этого показателя

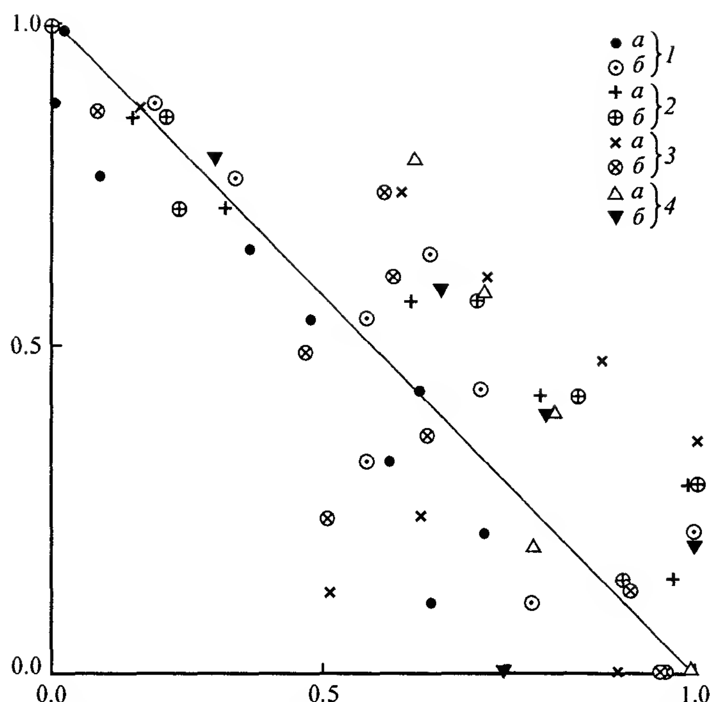


Рис. 3. Нормированное распределение SLA листьев ауксибластов березы в зависимости от нормированной протяженности кроны для 4 модельных деревьев разной высоты.

Высота деревьев, м: *1*, *2* — 28, *3* — 24, *4* — 21. Генерация листьев: *а* — весенняя, *б* — летняя. По оси ординат — протяженность кроны, доля. По оси абсцисс — удельная листовая поверхность, см²/г.

ТАБЛИЦА 1

Статистические характеристики изменения массы, длины и массы единицы длины ауксибласта по модельным деревьям и по слоям полога

Показатель	Слой полога, м				Высота дерева, м				
	24—28	19—24	15—19	в среднем	28	28	24	21	в среднем
n	8	17	9	3	10	8	9	6	4
Средняя масса ауксибласта, мг									
$\bar{x}$	160	106	85	117	117	162	71	105	114
$\sigma_{\bar{x}}$	36.9	33.2	17.8	31.3	33.9	31.5	15.8	18.2	37.4
C_V, %	23.2	31.4	20.7	26.8	28.9	19.5	22.3	17.3	32.9
Средняя длина ауксибласта, см									
$\bar{x}$	9.6	9.3	9.8	9.6	8.9	10.8	7.9	11.2	9.7
$\sigma_{\bar{x}}$	1.9	1.8	1.8	0.2	1.4	1.5	1.1	1.0	1.4
C_V, %	19.4	19.8	18.5	2.1	16.2	14.2	13.5	8.9	14.0
Масса единицы длины побега, мг/см									
$\bar{x}$	16.6	11.4	8.7	12.2	13.3	15.0	9.2	9.4	11.7
$\sigma_{\bar{x}}$	2.4	2.1	0.8	4.0	3.4	2.8	0.9	1.5	2.9
C_V, %	14.5	18.2	9.6	32.9	25.8	18.8	10.3	15.5	24.7

Примечание. n — число повторностей; $\bar{x}$ — среднеарифметическое значение показателя; $\sigma_{\bar{x}}$ — стандартное отклонение; C_V — коэффициент вариации, %.

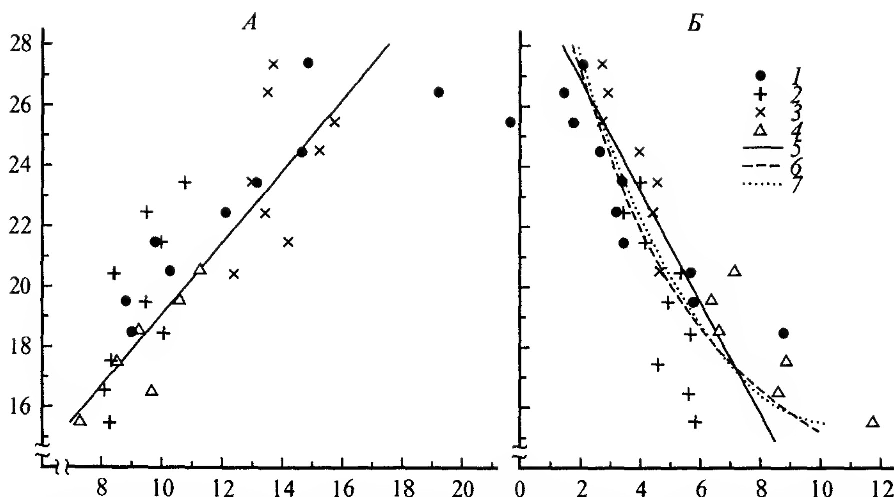


Рис. 4. Изменение массы единицы длины побега по высоте полога (*А*) и выровненные разными функциями отношения площади листьев к массе единицы длины побега (*Б*) для 4 модельных деревьев березы разной высоты.

Высота деревьев, м: *1*, *3* — 28, *2* — 24, *4* — 21. Функции: *5* — прямой линии, *6* — степенная, *7* — экспоненциальная. По оси ординат — высота дерева, м. По оси абсцисс — масса единицы длины побега, мг/см (*А*); площадь листьев на единицу длины побега, см²/см (*Б*).

для отдельных деревьев (так же как и для одного дерева по слоям кроны) достигает 25 %. Коэффициент вариации по слоям полога для всех деревьев составляет 33 %, различия по слоям достоверны на 99 %-ном уровне (табл. 1).

Расчеты по 4 модельным деревьям разных классов роста показали, что среднее число листьев на побеге неизменно по глубине полога и составляет 5.4 шт. Установлено также, что масса одного листа и длина ростового побега мало изменяются вдоль длины кроны, а масса 1 см длины побега значительно уменьшается к ее основанию. Отсюда относительная масса листьев на массу единицы длины побега возрастает с глубиной полога. Для отношения площади листьев (S, см²) к массе 1 см побега (M/l, г/см), т. е. $S:(M/l)$, эта закономерность проявляется еще четче, поскольку удельная поверхность листьев (SLA) также возрастает от вершины к основанию кроны (рис. 4, *Б*).

Это свидетельствует о перераспределении ассимилятов в побеге в зависимости как от места его расположения в пологе, так и в связи с функциейауксибласта. В верхней части полога значительно бóльшая доля органического вещества идет на построение и рост самого побега, а в нижней части — на развитие листьев и увеличение их площади для большего усвоения солнечной радиации в условиях некоторого затенения.

Зависимость отношения $S:(M/l)$ от положения в пологе выражалось уравнениями прямолинейной, степенной и экспоненциальной функций соответственно вида: $y = 16.62 - 0.54x$; $\ln y = 9.34 - 2.56 \ln x$; $\ln y = 4.10 - 0.12x$, где x — высота дерева (м), y — отношение площади листьев к массе 1 см удерживающего их побега ($S:M/l$, см² : г/см). Все уравнения оказались довольно близки между собой, хорошо соответствуют эмпирическим данным и их можно использовать при расчетах. Но аппроксимация уравнением прямой линии дает бóльшие отклонения от фактических данных в средней части полога, которая может служить эталоном для всей глубины полога древостоя.

Зависимость площади листьев в древостое от их линейных параметров. Для березы нами определены регрессионные уравнения зависимости площади листа от его линейных параметров типа $y = a + bx$, где y — площадь листа (см²), x — произведение его длины на ширину (см²), a и b — коэффициенты.

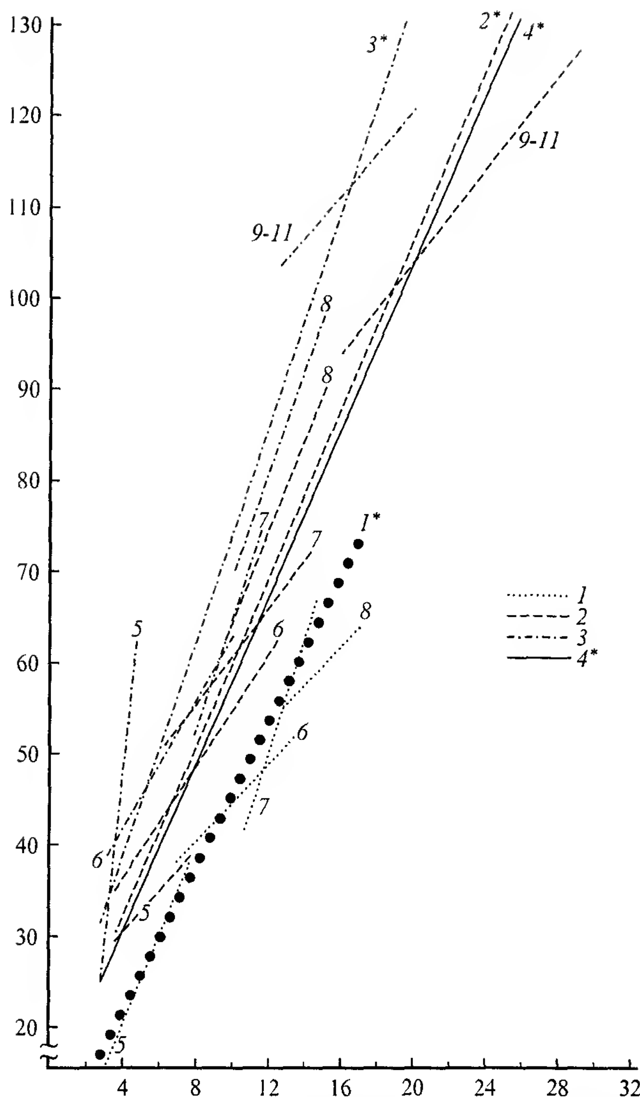


Рис. 5. Связь площади листьев ауксибластов с их длиной и числом листьев в: *1* — верхней (24—28 м), *2* — средней (19—24 м), *3* — нижней (15—19 м) частях полога; *1**, *2**, *3** — соответственно средние значения для этих слоев полога, *4** — в среднем для полога.

Цифры на графике — число листьев. По оси ординат — площадь листьев на побеге, см^2. По оси абсцисс — длина побега, см.

Сравнение уравнений проводили по следующей схеме: 1) различия между модельными деревьями (объемы выборок $n = 165 \div 248$); 2) различия между слоями кроны одного и того же дерева и всех деревьев вместе (у листьев летней генерации $n_1 = 43 \div 217$, весенней генерации $n_2 = 23 \div 89$); 3) различия по типам побегов (ауксибласты, брахибласты): соответственно $n_1 = 580$, $n_2 = 345$. Расчеты показали, что коэффициент детерминации во всех случаях очень высок ($R^2 = 0.918 \div 0.987$). Различия уравнений по модельным деревьям и по слоям полога оказались недостоверными. Разница для листьев весенней и летней генераций выявлялась только при больших объемах выборки, соответствующих всем, вместе взятым, модельным деревьям. Для летних листьев уравнение имеет следующий вид: $y_1 = 0.5732x_1 - 0.4277$ ($R^2 = 0.98$), а для весенних $y_2 = 0.5246x_2 + 0.3016$ ($R^2 = 0.96$).

ТАБЛИЦА 2

Корреляция площади среднего листа с длиной несущего побега

Показатель	Высота слоя полога, м					
	28—24		24—19		19—15	
	А	Б	А	Б	А	Б
r	0.85	0.32	0.78	0.37	0.72	0.64
$\pm m_r$	0.08	0.15	0.07	0.10	0.12	0.13
C_V	7.7	2.0	9.2	3.5	5.2	4.3
N	41	40	85	85	36	36
$n_{0.95}$	5	38	7	28	8	10
$n_{0.99}$	7	63	9	47	11	15

Примечание. r — коэффициент корреляции; $\pm m_r$ — ошибка коэффициента корреляции; C_V — коэффициент вариации (%), N — число листьев в выборке; $n_{0.95}$ и $n_{0.99}$ — число листьев, необходимое для достижения точности на уровне 0.95 и 0.99. Листья: А — летние, Б — весенние.

Методические рекомендации. Выявленные закономерности позволяют решить методические задачи по определению суммарной площади листьев древостоев, а также их морфологических параметров, которые характеризовали бы древостой в целом.

При поисках быстрого способа определения площади листьев деревьев давно пытались использовать зависимость между длиной или массой побегов и площадью листьев на нем. При получении таких соотношений для плодовых деревьев была обнаружена тесная корреляция общей листовой площади и количества листьев на побеге с его длиной (Boynton, Harris, 1950). У яблонь полученная для юга России корреляция между длиной побегов и общей площадью поверхности их листьев достигает 0.99 (Шевченко, 1975).

Более крупные побеги имеют большее число листьев и соответственно большую их площадь (рис. 5). Но даже при небольших объемах выборки заметно, что побеги, имеющие сравнимую длину и с одинаковым числом листьев, но взятые из разных слоев полога, имеют разную площадь листьев. При этом чем ниже в пологе располагается побег, тем больше площадь растущих на нем листьев по сравнению с более высокорасположенными побегами той же длины и с одинаковым числом листьев. Уравнения регрессии для верхней, средней и нижней частей полога (соответственно $y_1 = 4.63 + 4.06x_1$, $y_2 = 12.58 + 4.57x_2$, $y_3 = 13.42 + 6.03x_3$) существенно различаются между собой. Общее уравнение, рассчитанное для всей выборки из 152 побегов с деревьев разных классов роста, оказалось очень близко к уравнению для побегов средней части полога ($y = 11.60 + 4.71x$). Следовательно, при определении площади листьев с использованием ее зависимости от длины побега предпочтительнее брать побеги из средней части полога древостоя.

Обнаружена довольно тесная положительная корреляция площади 1 среднего листа с длиной побега ауксибласта, на котором он растет (рис. 2, *А*). Теснота этой связи для листьев разных генераций и из разных слоев полога сильно различается (табл. 2). Установлено (Kozlowski, Clausen, 1966), что у гетерофильных древесных видов (в частности, у березы) вещества, образованные в процессе фотосинтеза ранними листьями, идут в основном на обеспечение роста осевой части побегов ауксибластов, а ассимиляты листьев, появляющихся летом, — на построение и рост новых листьев.

Полученные данные свидетельствуют, что связь средней площади листа весенней генерации с длиной побега ауксибласта довольно слабая, хотя и несколько усиливается к основанию толщи полога. У листьев летней генерации, напротив, корреляция площади среднего листа с длиной несущего его побега значительная, причем теснота

связи увеличивается к вершинам деревьев. На рост осевых частей побегов и листьев ауксибластов помимо количества ассимилятов влияют и иные факторы, например распределение ростовых гормонов и пластических веществ, запасенных в предыдущем сезоне. В таком случае можно предположить, что в нижних частях полога рост побегов больше связан с площадью более крупных листьев весенней генерации (рис. 2, *а*), чем в верхних, где при избытке света связь эта может нарушаться повышенной интенсивностью фотосинтеза при меньшей площади листьев или большими запасами пластических веществ в осевых частях побегов. Листьям же летней генерации, появляющимся позже и в условиях большего светового градиента, который формирует разновидности анатомического строения (световые и теневые), проще восстановить баланс между длиной побега и средней площадью листа при благоприятной обеспеченности светом в верхних слоях полога, чем при затенении — в его основании.

Выводы

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы. У березы среди ауксибластов преобладают 5—6-листные побеги. Средние числа листьев на побеге (5.4) достоверно не различаются в вертикальном профиле полога. Листья весенней генерации имеют в среднем бóльшую площадь, чем листья летней генерации. Изменение площади последних вдоль побега подчиняется кривой Кренке, но чем длиннее побег, тем яснее выражена эта закономерность. Листья весенней генерации характеризуются меньшей SLA, чем листья летней. У последних изменение SLA вдоль оси побега сходно с изменением их площади, т. е. тоже в среднем выражается кривой Кренке. В направлении от вершины к основанию полога SLA листьев обеих генераций увеличивается. Масса одревесневших осевых частей ауксибластов отдельных модельных деревьев сильно колеблется по средним показателям и по слоям полога. Это не свойственно длине побегов, которую в среднем можно считать постоянной для всей глубины полога. Масса листьев на 1 см длины побега увеличивается от верхней границы полога к его основанию. Показатель площади листьев на 1 см длины побега по глубине полога возрастает в еще большей степени, чем их масса, из-за увеличения SLA, что обеспечивает адаптацию листьев к условиям ослабления потока ФАР в пологе. Связь площади листа березы с его линейными параметрами постоянна для разных деревьев, слоев кроны и полога древостоя в целом, но несколько различна у ауксибластов и брахибластов или для листьев весенней и летней генераций. Выявлена зависимость между длиной побега и площадью поверхности всех листьев на нем, а также длиной побега и площадью поверхности среднего расчетного для этого побега листа. В этом случае корреляция различна для листьев как разных генераций, так и разных слоев полога. В методическом отношении это определяет среднюю часть полога как место отбора образцов для вычисления площади поверхности листьев. Определение соотношения площади листовой поверхности по типам побегов у разных видов деревьев в древостоях особенно важно для диагностики устойчивости деревьев против загрязнения в городских посадках.

Благодарности

На заключительном этапе исследование выполнялось при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 95-04-11023, 97-04-48005) и IN TAS (93-1550).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ермолова Л. С., Уткин А. И. Удельная листовая поверхность основных лесообразующих пород России // Экология. 1998. № 3. С. 178—183.

Ермолова Л. С., Уткин А. И., Гульбе Я. И., Гульбе Т. И. Связь типов побегов со структурой листовой поверхности в пологе древостоев березы // Лесоведение. 2000. № 1. С. 68—78.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940. 135 с.

Уткин А. И. Полевой этап в изучении вертикальной структуры фитомассы древостоев // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 11—14.

Уткин А. И., Каплина Н. Ф., Молчанов А. Г. Биологическая продуктивность 40-летних высокопродуктивных древостоев сосны и березы // Лесоведение. 1984. № 3. С. 28—36.

Уткин А. И., Ермолова Л. С., Замолодчиков Д. Г. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России // Лесоведение. 1997. № 3. С. 74—78.

Фролов А. К., Куклаева Е. Г. Изменчивость строения фотосинтетического аппарата листьев в пределах годичного побега липы мелколистной. I. Удлиненные побеги // Вестн. ЛГУ. 1989а. Сер. 3. Вып. 1 (№ 3). С. 38—45.

Фролов А. К., Куклаева Е. Г. Изменчивость строения фотосинтетического аппарата листьев в пределах годичного побега липы мелколистной. II. Укороченные побеги // Вестн. ЛГУ. 1989б. Сер. 3. Вып. 2. С. 43—51.

Шевченко В. В. Расчет площади листьев яблони по суммарному приросту побегов // Пути повышения урожайности плодовых и овощных культур: Сб. науч. тр. Одесского с.-х. ин-та. Одесса, 1975. С. 18—24.

Boynton D., Harris R. W. Relationships between leaf dimension, leaf areas, and shoot lenght in the McIntosh Apple, Alberta Peach, and Italian Prune // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1950. Vol. 55. N 1. P. 16—20.

Kozlowski T. T., Clausen J. J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // Can. J. Bot. 1966. Vol. 44. N 6. P. 827—843.

Институт лесоведения РАН
с. Успенское Московской обл.
E-mail: root@ilan.msk.su

Получено 14 X 1998

SUMMARY

Early leaves on *Betula pendula* Roth long shoots have greater mass and surface area and smaller SLA than the late ones. The surface area and SLA in the latter are greatest in 4—5th late leaf. The surface area and SLA of early and late leaves increase from top to base of tree crowns due to the fact that the mass of the shoot section of 1 cm long decreases greatly whereas the shoot length remains constant. The ratio of the leaf area to the 1 cm shoot section length increases considerably towards the crown base providing adaptation of leaves to the solar radiation.

УДК 581.9

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© В. К. Антипин, Т. Ю. Дьячкова

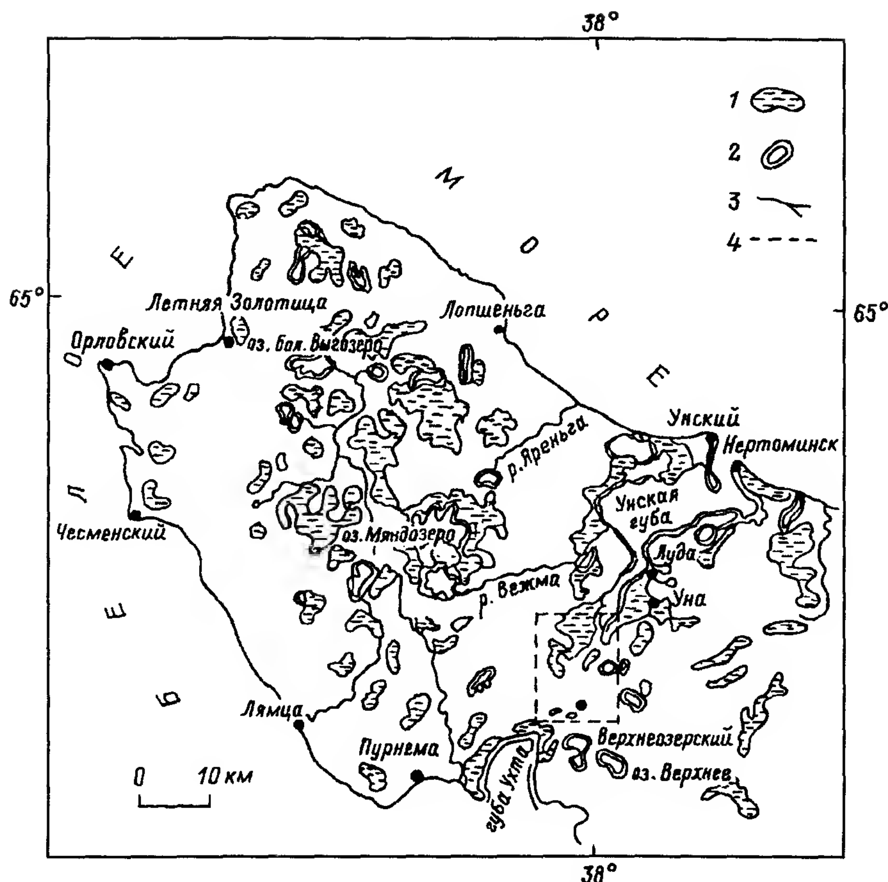
ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОНЕЖСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. K. ANTIPIN, T. Y. DYACHKOVA. MIRE FLORA AND VEGETATION IN THE EASTERN PART OF ONEGA PENINSULA

Изучена флора и растительность болот восточной части Онежского п-ова, которая насчитывает 47 видов сосудистых растений, 27 видов листостебельных и печеночных мхов, 4 вида кустистых лишайников. Она имеет ярко выраженный бореальный характер. Доминируют дистрофные грядово-мочажинно-озерковые вересково-воронично-лишайниково-сфагновые южноприбеломорские болотные массивы, встречаются мезотрофные и мезоолиготрофные осоково-пушицево-сфагновые, а также выявлены мезоевтрофные кочковато-мочажинные участки с *Juncus stygius* и *Sphagnum subfulvum*.

Ключевые слова: болото, болотный участок, флора, растительность.

Флора и растительность болот Онежского п-ова были мало изучены. Л. А. Соколова (1937) впервые наземно исследовала болота южной и западной частей этого региона и установила, что здесь широко распространены растительные сообщества



Местоположение района исследований болот Онежского п-ова.
1 — болота, *2* — озера, *3* — реки, *4* — граница района исследований.

Pinus sylvestris — Calluna vulgaris + Empetrum nigrum — Sphagnum fuscum + Cladina sp. Позже Онежский п-ов был выделен в состав болотного района, в котором доминируют поморские[1] болота с регрессивными грядово-мочажинными комплексами (Абрамова, Кирюшкин, 1968). По мнению Т. К. Юрковской (1980), в районе распространены вересково-вороничио-лишайниковые южноприбеломорские болота, а мезотрофные и аапа болота встречаются редко.

Исследования болот проводились нами в начале сентября 1998 г. в восточной, наиболее доступной части полуострова (см. рисунок). В район исследований вошла крупная болотная система «Унская», расположенная на правом побережье р. Бабья, недалеко от места впадения этой речки в Унскую губу Белого моря, а также ряд небольших по площади болот, находящихся в 4—5 км на юг от пос. Верхнеозерский. Цель работы — изучить флору и растительность болотных экосистем проектируемого Национального парка «Онежское Поморье». Полевые и камеральные исследования выполнены авторами, листостебельные мхи определены сотрудником лаборатории болотных экосистем Института биологии КНЦ РАН М. А. Бойчук.

Территория Онежского п-ова входит в состав Онего-Усть-Двинского округа северотаежных лесов, в котором преобладают ельники зеленомошные и сфагновые

[1] Болота «поморского типа» впервые выделил и описал Ю. Д. Цинзерлинг (1932). В настоящее время они называются «южноприбеломорские» (Кац, 1937; Елина, Юрковская, 1965).

(Геоботаническое..., 1989). Их древостой образует ель (*Picea obovata* Ledeb., *P. obovata* × *P. abies* (L.) Karst.) с примесью сосны и березы. В травяно-кустарничковом ярусе обильны вороника, черника, брусника, голубика. По берегам рек встречаются ельники с примесью сосны чернично-зеленомошные. На плосковолнистых равнинах преобладают заболоченные еловые и березово-еловые леса, часто сочетающиеся со сфагновыми верховыми болотами. На песках развиты сосняки: зеленомошные, лишайниковые и сфагновые. В округе встречаются небольшие участки белоусовых, щучковых и щучково-осоковых лугов с бедным видовым составом растений.

Флора исследованных нами болот насчитывает 47 видов сосудистых растений, 27 видов листостебельных и печеночных мхов, 4 вида кустистых лишайников. Более 50 % флоры сосудистых растений — это виды семейств *Cyperaceae* (14), *Ericaceae* (9), *Betulaceae* и *Pinaceae* (по 3), *Droseraceae* и *Equisetaceae* (по 2 вида). В бриофлоре преобладают виды сем. *Sphagnaceae* (17 видов). По широтному распределению флора подразделяется на 4 географические группы. К группе арктоальпийских видов относится только *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. В группу гипоарктических видов входят кустарнички, обильно произрастающие на болотах: *Andromeda polifolia* L., *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre* L., а также травы: *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L. и мхи *Sphagnum lindbergii* Schimp. ex Lindb., *Polytrichum strictum* Brid. Самая многочисленная по составу группа бореальных видов, включающая *Picea obovata*, *Betula pubescens*, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Oxycoccus microcarpus* Turcz., *O. palustris* Pers., *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. paupercula* Michx., *C. pauciflora* Lightf., *C. globularis* L., *Eriophorum polystachion* L., *E. gracile* Koch, *Menyanthes trifoliata* L., *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Comarum palustre* L., *Drosera anglica* Huds., *D. rotundifolia* L., *Calla palustris* L., *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.), *S. balticum* (Russ.) ex C. Jens., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. papillosum* Lindb., *S. subsecundum* Ness. ex Sturm., *Polytrichum commune* Hedw. и др. Немногочисленна группа плюризональных видов, представленная только *Pinus sylvestris* L., *Equisetum fluviatile* L. и *Scheuchzeria palustris* L. Из охраняемых растений Архангельской обл. выявлены 2 вида — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó и *Juncus stygius* L. (Красная..., 1995).

Таким образом, флора болот имеет ярко выраженный бореальный характер и довольно бедна по видовому составу.

На изученной нами территории доминируют болота (болотные массивы) дистрофного грядово-мочажинно-озеркового launch вересково-воронично-лишайниково-сфагнового южноприбеломорского типа.[2] Они образуют здесь болотные системы, примером которых является болотная система «Унская».

Следует отметить, что южноприбеломорские болота относятся к группе европейских субокеанических сфагновых верховых болот (Юрковская, 1980, 1992). Она объединяет растительность болот, в которых в результате развития процессов эрозии и денудации эдификаторная роль сфагновых мхов ослаблена, они замещаются печеночными мхами и лишайниками, формируются мочажины, лишенные сфагнового покрова, а позже на их месте образуются вторичные озерки с торфяным дном. Торфообразование на таких болотах прекращается. Дистрофные южноприбеломорские болота — самые северные в группе. Они занимают обширные территории от Терского берега Кольского п-ова вплоть до п-ова Канин. Наиболее крупные по площади болота сосредоточены на Прибеломорской низменности (Карелия).

Нами изучен 1 массив такого типа на болотной системе «Унская». Он имеет плосковыпуклую форму и расчленяется на склон и центральное плато, которые составляют наиболее характерную морфологическую и физиономическую основу южноприбеломорских болот (Юрковская, 1992). Склон, обрывающийся в сторону р. Бабья, расположен в западной части болота. На нем находятся сосново-кустарнич-

[2] Здесь и далее типы болот или болотных массивов с небольшими изменениями приводятся по: Юрковская, 1980, 1992.

ковые болотные участки, на которых доминируют сообщества Pinus sylvestris — Calluna vulgaris + Empetrum nigrum + Rubus chamaemorus. Высота сосны в среднем составляет 4—5 м, диаметр стволов — 10—12 см, сомкнутость крон — не более 0.1. К подножию склона примыкают болотные участки с Calluna vulgaris + Empetrum nigrum — Sphagnum fuscum.

Центральное плато имеет сложную структуру. Здесь господствуют характерные для южноприбеломорских болот дистрофные грядово-мочажинно-озерковые болотные участки. Гряды, занимающие до 40 % площади участков, заняты сообществами Pinus sylvestris — Calluna vulgaris + Empetrum nigrum — Sphagnum fuscum + Cladina sp. Сосны невысокие, их высота достигает в среднем 2—2.5 м. Диаметр стволов сосны — 4—5 см. Здесь обычны болотные кустарнички: *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum* L.; травы: *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Baeothryon cespitosum*, *Drosera rotundifolia*. Мохово-лишайниковый покров гряд образован *Sphagnum fuscum*, *Cladina rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cetraria islandica* (L.) Ach., пятнами встречается *Sphagnum capillifolium*. В отличие от южноприбеломорских болот Прибеломорской низменности здесь сфагновые мхи распространены не только по краям гряд, но и в их центре, а проективное покрытие мхов составляет 50—60 %.

Сфагновые мочажины занимают до 15 % площади участков. Растительный покров их образован сообществами Carex limosa — Sphagnum majus, по краю с грядами встречаются Baeothryon cespitosum — Sphagnum balticum и Rhynchospora alba — Sphagnum balticum с примесью *Sphagnum cuspidatum*, *S. lindbergii*. Последние сообщества распространены на небольших кочках в денудированных мочажинах с печеночными мхами и водорослями и в озерках. Озерки и такие мочажины занимают около 45 % площади болотных участков. Во флоре нами не отмечена *Carex rariflora* (Wahlenb.) Smith — обычный вид растений для мочажин южноприбеломорских болот.

Восточную часть центрального плато образуют олиготрофные кочковато-равнинно-мочажинные болотные участки, на которых кочки занимают от 20 до 60 % их площади. Растительный покров кочек образован сообществами Pinus sylvestris — Empetrum nigrum — Sphagnum fuscum, Calluna vulgaris + Empetrum nigrum + Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum, Vaccinium uliginosum — Sphagnum fuscum. Сосна на кочках достигает высоты 1.5—2 м, а диаметр стволов — 3—4 см. Для мочажин характерны сообщества Eriophorum vaginatum + Scheuchzeria palustris — Sphagnum balticum, Carex limosa — Sphagnum balticum. Равнинные места участков заняты сообществами Eriophorum vaginatum — Sphagnum papillosum + Sphagnum lindbergii, Eriophorum vaginatum — Sphagnum balticum + Sphagnum papillosum. Здесь встречаются небольшие кочки с *Baeothryon cespitosum*, а также куртинки *Sphagnum tenellum*, характерного для олиготрофных мочажин, на которых начинается деградация сфагнового покрова (Максимов, 1988).

Олиготрофные болотные участки пересекает с юго-востока на северо-запад проточная топь с мезоевтрофными кочковато-мочажинными болотными участками. Ширина топи 10—20, длина — около 500 м. Она образовалась, вероятно, в местах подъема грунтовых вод, стекающих здесь в р. Бабья. На аэрофотоснимке топь хорошо различается: она имеет вееровидную форму темного или почти черного тона с извилисто-полосчатым рисунком. В пределах болотной системы насчитывается 7 таких топей, имеющих разные формы и размеры.

Флора мезоевтрофных участков насчитывает 40 видов растений, среди которых доминируют евтрофные и мезоевтрофные виды: *Carex lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Sphagnum warnstorfii* Russ., *S. centrale* C. Jens., встречается *Juncus stygius*.

Кочки занимают 30—50 % площади участков. Их растительный покров образован сообществами Andromeda polifolia + Carex lasiocarpa — Sphagnum warnstorfii + S. centrale. Здесь произрастают кустарнички: *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench; травы: *Eriophorum polystachion*, *Baeothryon cespitosum*, *B. alpinum*, из мхов встречаются *Sphagnum magellanicum*, *S. subfulvum* Sjors.

В мочажинах и топях доминируют сообщества Carex lasiocarpa + Equisetum fluviatile. Кроме видов-доминантов в мочажинах произрастают *Juncus stygius*, *Carex limosa*, *Eriophorum polystachion*, *Baeothryon cespitosum*, *Scheuchzeria palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia* Hayne, *Drosera anglica*, *Pedicularis palustris* L.; сфагновые и гипновые мхи: *Sphagnum fallax*, *S. subsecundun*, *Campilium stellatum* (Hedw.) C. Jens., *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske. Их общее проективное покрытие не превышает 30 %.

Восточная окрайка болотного массива образована олиготрофными сосново-кустарничково-морошково-сфагновыми болотными участками с кочковато-равнинным микрорельефом. Здесь на кочках господствуют сообщества Pinus sylvestris — Calluna vulgaris + Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum + S. angustifolium, а ровные места заняты сообществами Carex pauciflora — Sphagnum balticum.

Кроме южноприбеломорских болот в исследованном регионе встречаются мезотрофные и мезоолиготрофные осоково-пушицево-сфагновые болота. Они входят в группу европейско-западносибирских переходных болот, которые имеют самый обширный географический ареал, встречаясь в тундре и тайге, проникая далеко на юг, в степи (Юрковская, 1980).

Мезотрофные и мезоолиготрофные осоково-пушицево-сфагновые болота полуострова небольшие по площади — 50—80 га, они формируются по берегам ручьев и лесных озер, в понижениях рельефа с близким залеганием почвенно-грунтовых вод. Флора их насчитывает 41 вид, из которых 33 вида — сосудистые растения, 6 видов — сфагновые и 2 вида — зеленые мхи.

На болотах доминируют мезоолиготрофные и мезотрофные болотные участки с равнинным или кочковато-равнинным микрорельефом. Растительный покров приствольных кочек образован сообществами Betula nana + Calluna vulgaris + Rubus chamaemorus — Sphagnum angustifolium + S. fuscum иногда с живыми или сухостойными соснами и березами. Равнинные части участков заняты сообществами Carex rostrata — Sphagnum angustifolium, Betula nana + Eriophorum vaginatum — Sphagnum angustifolium. На заболоченных берегах ручья, к которому примыкает одно из исследованных нами мезотрофных болот, были встречены мезоевтрофные травяно-сфагновые и травяные микроценозы: Menyanthes trifoliata – Sphagnum riparium, Carex rostrata + Eriophorum polystachion — Sphagnum riparium, Naumburgia thyrsiflora + Calla palustris, Eriophorum polystachion — Sphagnum fallax, Comarum palustre — Sphagnum riparium. Окрайки болотных массивов обычно образованы сосново-кустарничково-сфагновыми болотными участками.

Болота Онежского п-ова нуждаются в дальнейшем исследовании. Создание Национального парка «Онежское Поморье» позволит полнее выявить разнообразие флоры и растительности расположенных здесь болотных экосистем, разработать мероприятия по их охране.

Работа выполнена в рамках хоздоговорной темы № 27 с Архангельской лесоустроительной экспедицией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г., Кирюшкин В. Н. Районирование болот Архангельской области // Северо-запад европейской части СССР. Л., 1968. Вып. 6. С. 81—113.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1968. 64 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. О прибеломорских болотах Карелии // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 486—497.

Кац Н. Я. Типы болот и их размещение на территории европейской части СССР // Землеведение. 1937. Т. 39. № 3-4. С. 388—456.

Красная книга Архангельской области (редкие и охраняемые виды растений и животных). Архангельск, 1995. 330 с.

Максимов А. И. Флора листостебельных мхов болот Карелии и ее анализ // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 35—62.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 10—80.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфолог. ин-та АН СССР. Л., 1932. Вып. 4. 377 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

Институт биологии
Карельского научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 9 II 1999

SUMMARY

Mire flora and vegetation have been investigated for the first time in the field in the eastern part of Onega peninsula. A list of 47 species of vascular plants, 27 species of mosses and liverworts and 4 species of fruticose lichens is given. The flora has distinct boreal features and a rather poor species composition. Dystrophic ridgehollow-pool heather-crowberry-lichen-*Sphagnum* mire massifs of South White Sea region predominate. Mesotrophic and mesooligotrophic sedge-cottongrass-*Sphagnum* mires also occur in that terriroty. Mesoeutrophic hammlock-hollow mire sites with *Juncus stygius* and *Sphagnum subfulvum* were also recorded in the studied mires.

УДК 581.524.44

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. CHARACTERIZATION OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) ECOLOGICAL FIELD IN GREEN-MOSS PINE FORESTS

Исследована трансформация елью основных экологических факторов, их совокупное изменение рассматривается как интегрированная напряженность фитогенного поля. Показана теснота связи проективного покрытия видов напочвенного покрова с этим показателем.

Имеется большая литература по средообразующей роли древесных пород, и в частности ели, но в основном она посвящена трансформации среды сообществом в целом, а не отдельным растением. Репутация ели (*Picea abies* (L.) Karst.) как сильного эдификатора общеизвестна и не вызывает сомнения. Задача данной публикации дать количественную оценку изменений, вносимых этой породой в среду обитания, и выявить реакцию напочвенного покрова на эти изменения. Исследования проводились в подзоне средней тайги (Карелия, Суоярвский р-н). Стационарный участок представляет собой разреженный средневозрастный лишайниково-зеленомошный сосняк с единичными елями во втором ярусе. Сомкнутость древостоя сосны 0.3—0.4, высота 18—20 м. Напочвенный покров однороден: на зеленомошном ковре, образованном *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens* с отдельными латками кустистых лишайников (*Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*) довольно много кустарничков — брусники и черники (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*), немного меньше вереска (*Calluna vulgaris*), их суммарное покрытие составляет 35—40 %.

Выбор объекта для изучения фитогенного поля всегда представляет известную трудность, так как в растительном покрове фитогенные поля отдельных растений перекрываются и трудно вычленить влияние отдельной особи. Выбранные для исследования ели растут на сравнительно большом расстоянии друг от друга (оно

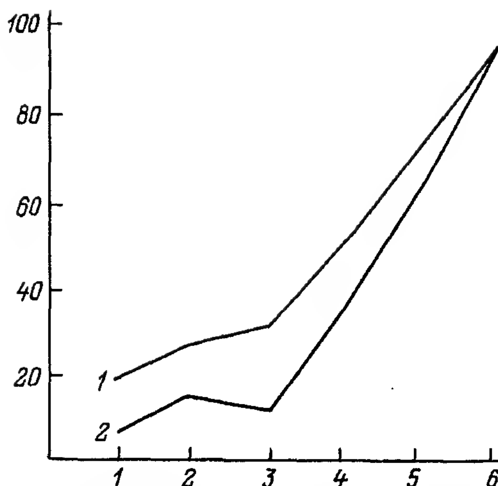


Рис. 1. Изменение освещенности (*2*) и сквозистости в зенит (*1*) в фитогенном поле ели.
По оси абсцисс — положение под кроной: *1* — приствoловая часть, *2—4* — крона, *5* — край кроны, *6* — фон; по оси ординат — доля от фона, %.

превышает высоту ели в 2—3 раза) и от соседних сосен, что нашло отражение в морфологии их крон. Они низко опущены (высота концов нижних ветвей над землей не превышает 60—70 см), сравнение ряда параметров с северной и южной сторон указывает на их лучшее развитие с юга (Ипатов, Кирикова, 1990). Это свидетельствует о том, что данные ели являются свободно растущими деревьями, т. е. влияние соседей отсутствует.

Для анализа использованы описания фитогенных полей 20 елей разной высоты (1—13 м) и возраста, диаметр крон колеблется в пределах 1—4 м. Работа проводилась на микротрансектах, где в 6 точках (1 — у ствола, 2—4 — под кроной, 5 — край кроны, 6 — фон) учитывались следующие факторы: освещенность, температура, пропускание кроной атмосферных осадков, особенности морфологического профиля почвы, влажность почвенных горизонтов, их кислотность, количество опада. Описание напочвенного покрова производилось на мелких площадках (20 × 20 см), заложенных впритык. Полный анализ проведен для описаний фитогенных полей елей высотой более 10 м с хорошо развитой кроной, характеристики полей низкорослых елей приведены для сравнения.

Световой режим, один из важнейших, трудно оценить правильно: освещенность сильно колеблется особенно в облачную погоду, когда интенсивность ФАР за короткое время может меняться в 2—5 раз (Цельникер, 1969). Использование абсолютных значений становится бессмысленным, поэтому в работе приведены цифры освещенности в процентах от фона, измеренной в тот же срок. Это позволило объединить данные, полученные в разные сроки, при разной погоде. Освещенность измерялась люксметром Ю-116 каждый час с 10 до 18 ч в течение 5 дней. Повторность в каждой точке составляла 5 измерений.

О световом режиме в подкроновом пространстве ели дает представление рис. 1: в приствoловой части освещенность минимальна, порядка 7—10 % от освещенности на фоне. Следует заметить, что фоном служило не абсолютно открытое место, а прогалины в сильно разреженном сосняке, т. е. ее значение еще ниже. На таком низком уровне, несколько повышаясь, освещенность держится до середины кроны, а затем довольно резко повышается.

Ранее нами было показано, что оценить световую обстановку можно используя показатель «сквозистость» (Ипатов, Кирикова, Бибиков, 1979). Это подтвердилось и в данной работе. Были сопоставлены значения освещенности и сквозистости (использована взвешенная сквозистость в направлении хода солнца). Поскольку сквозистость

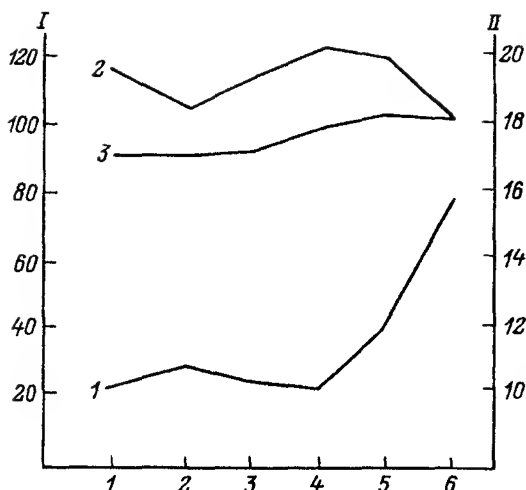


Рис. 2. Изменение минимальных (*1*) и максимальных (*2*) значений температуры и разницы между ними (*3*).

По оси абсцисс — положение под кроной (см. рис. 1); по осям ординат: *I* — температура, доля от фона, %; *II* — перепад температур, °С.

в выбранных точках естественно оставалась одной и той же, а освещенность менялась в зависимости от типа погоды, для установления связи между этими показателями использован метод ранговой корреляции. Обнаружена достоверная при $p = 0.01$ и достаточно высокая связь ($r_S = 0.61$). Очень тесной, близкой к функциональной оказалась связь освещенности со сквозистостью в зенит ($r_S = 0.94$), поскольку приемник светового потока располагался горизонтально.

Измерение температуры проводилось термометрами (максимальными, минимальными, срочными), термографами (суточными, недельными). Наблюдения проводились непрерывно в течение 2 недель два полевых сезона. В работе использованы средние максимальные и минимальные температуры за сутки, а также разницы между ними. Изменение этих показателей показано на рис. 2. Максимальные температуры заметно ниже в подкроновом пространстве, минимальные — либо такие же, как за пределами кроны, либо несколько выше, т. е. под кроной теплее, особенно у ствола. Заметно различается значение перепада температур: во всем подкроновом пространстве разница между максимальными и минимальными примерно одинакова и составляет в среднем 10 °С, в то время как на открытом месте достигает 15 °С. Ель таким образом оказывает стабилизирующее влияние на температурный режим в подкроновом пространстве, в отличие от других факторов он изменяется здесь в благоприятную для растений сторону.

При изучении трансформации елью водного режима проведено определение количества осадков, проникающих под ее крону, и распределение их в подкроновом пространстве. Для улавливания влаги под крону ели и за ее пределами были поставлены воронки диаметром 13 см и емкости, куда стекала вода. Наблюдения проводились в течение двух летних месяцев, что дало возможность получить картину проникновения атмосферной влаги при дождях разной интенсивности. Поскольку естественным было предположить, что задержание осадков зависит от размеров дерева и интенсивности дождя, сравнивалась пропускающая способность высоких елей с развитой кроной и молодых низкорослых при сильном, достаточно продолжительном дожде и слабом, моросящем (моросящий дождь — 0.25 мм/час, ливень — 10 мм/час). Развитая крона крупных елей даже в сильный дождь задерживает в среднем до 70 % осадков, в слабый моросящий — практически полностью (95 %). Мелкие ели задерживают 20—30 % выпавших осадков независимо от интенсивности дождя, а в случае редкой кроны с плохим охвоением (сквозистость в зенит велика —

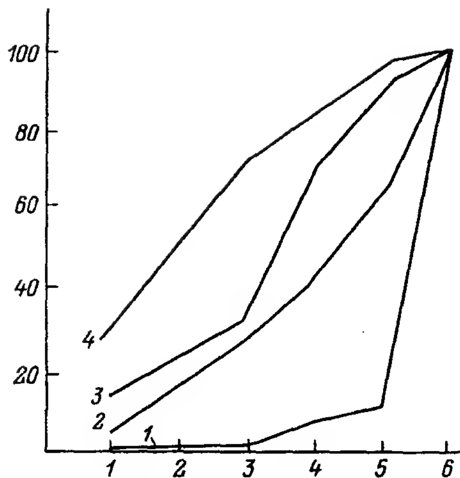


Рис. 3. Пропускание осадков кроной ели в сухую (редкие дожди) погоду (*1*) и дождливую (*2*); влажность подстилки в сухую (*3*) и дождливую (*4*) погоду.

По оси абсцисс — положение под кроной (см. рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %.

порядка 60—70 %) вся влага достигает почвы. Распределение проходящих сквозь крону осадков по трансекту от ствола к краю кроны показано на рис. 3. Линии регрессии совершенно определенно указывают на различия, обусловленные разной интенсивностью дождя. При моросящем дожде бóльшая часть поверхности почвы подкронового пространства остается сухой. В приствоповой части их количество не превышает 3 % от выпавших за пределами кроны. В средней части кроны количество влаги увеличивается, но незначительно и на краю кроны составляет не более 20 % от выпавших на фоне. При сильном дожде заметно увеличивается пропускание осадков в средней части кроны, а у края достигает уже 60—70 % от выпавших на открытом месте. Наблюдались случаи, когда на краю кроны влаги поступало больше, чем вне кронового пространства. Этот, на первый взгляд, парадокс объясняется следующим образом: у некоторых елей концы нижних ветвей несколько приподняты и попадающая на них вода стекает в обратном направлении. Что касается приствольного круга, оказалось, что количество поступающих осадков остается мизерным при дождях любой интенсивности. Поскольку сильные дожди бывают реже моросящих, приствоповая зона постоянно находится в экстремальных условиях увлажнения. Стволовой сток способен увеличить влажность в подкроновом пространстве; его величина зависит не только от интенсивности осадков, но и от особенностей древесной породы (густоты кроны, шероховатости поверхности ствола и т. д.). Нами стволовой сток не определялся. В литературе приводятся следующие цифры: для ели он составляет в среднем 3 % от осадков на вырубке, у осины и березы — 25 и 35 % соответственно (Медведев, 1983). Следовательно, количество стекающей по стволу ели влаги столь ничтожно, что в отличие от лиственных пород не вносит в водный баланс ее подкронового пространства заметных изменений.

С количеством осадков, проходящих через крону, связана влажность верхних горизонтов почвы. Образцы брались в подстилке и минеральном горизонте в сухую и дождливую погоду. Характер изменения влажности подстилки в подкроновом пространстве показан на рис. 3, где явно видно, что она определяется количеством осадков, проникающих под крону, и сходным образом различается в зависимости от характера погоды. В дождливую погоду влажность подстилки резко увеличивается от ствола к центру кроны, где идет полное промачивание подстилки, ее влажность мало отличается от влажности на фоне. В сухую погоду с редкими дождями, напротив, она остается низкой на большей части подкронового пространства и лишь на краю кроны достигает фоновой величины. Кроме непосредственного воздействия (задержания

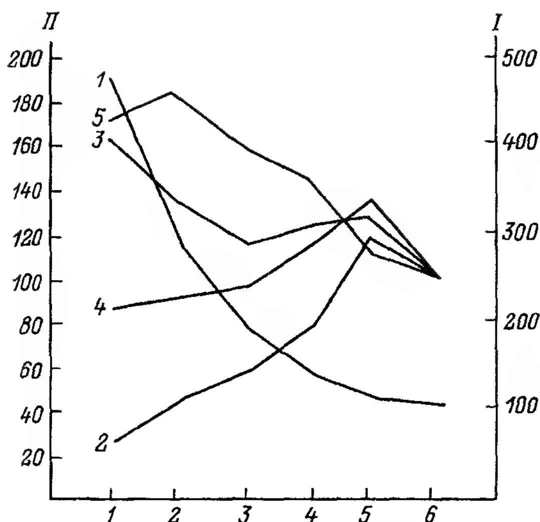


Рис. 4. Изменение мощности почвенных горизонтов: F_1 (*1*), F_3 (*2*), A_0 (*3*), A_2 (*4*) и опада (*5*) в фитогенном поле ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (см. рис. 1); по осям ординат: *I* — F_1, доля от фона, %; *II* — остальные горизонты, доля от фона, %.

влаги кроной и возможного иссушения почвы корнями ели) ель влияет и опосредованно, создавая разные условия в различных зонах подкронового пространства для развития зеленых мхов. Найдена прямая связь между проективным покрытием моховой синузии и влажностью подстилки: при отсутствии мхов влажность в сухую погоду составила в среднем 43 %, при их покрытии до 20 % она была уже 90 %, а в случае покрытия зеленых мхов более 95 % влажность достигала 180 % (в данном случае приведены абсолютные значения влажности, а не в процентах от фона). Влажность минерального горизонта значительно ниже влажности подстилки (она не превышает 20—30 %), примерно одинакова на всем протяжении всего трансекта и мало зависит от характера погоды. Влажность почвы под молодыми низкорослыми елями одинакова во всем подкроновом пространстве и не отличается от фоновой.

Морфологический профиль почвы изучался на траншейках, прорытых от ствола до края кроны ели и за ее пределы на глубину до иллювиального горизонта (В). Изменение мощности подстилки и подзолистого горизонта в фитогенном поле показано на рис. 4, где приведены усредненные данные. Необычно, на первый взгляд, меняется толщина подстилки (A_0) — линия регрессии имеет *U*-образную форму, но это легко объясняется. Как известно, лесная подстилка неоднородна по степени разложения и содержанию доступных растениям элементов питания. Самый верхний горизонт (F_1) представляет собой опад (хвоя, ветки), не тронутый разложением; нижний слой (F_3) — оторфованная масса, где нельзя уже различить отдельные части растений; средний слой (F_2) — переходный. Оказалось, что соотношение этих слоев закономерно меняется по профилю: у ствола очень мощный слой опада — F_1 составляет в среднем 8 (до 13) см, у края кроны его толщина незначительна, поскольку здесь нет интенсивного опада хвои. Обратная картина наблюдается в отношении нижнего слоя подстилки. Своим образованием он в значительной мере обязан жизнедеятельности зеленых мхов. По мере разрастания кроны, ее расширения мхи исчезают из подкронового пространства, сохраняясь в районе края кроны и формируя здесь толстый (6—8 см) слой F_3. Теперь вполне понятен провал в центральной части кривой A_0: здесь нет накопления опада, так как его разложение идет быстрее, чем в пристволовой зоне, а мхов, формирующих подстилку, здесь мало.

Под молодыми и низкорослыми елями (2—3 м) толщина подстилки во всех зонах практически одинакова и не отличается от фона. Эти ели еще слабо влияют на

напочвенный покров. Аналогичная картина наблюдается под крупными елями в случае, когда в силу каких-то причин их крона высоко поднята и моховой покров развит во всем подкроновом пространстве.

Мощность подзолистого горизонта (A_2) увеличивается от ствола к краю кроны от 2—3 до 5—6 см. Видимо, ближе к краю кроны возрастает выщелачивание благодаря увеличению количества влаги.

Нами учитывался опад, поступивший в течение года. Для сбора хвои, веточек, шишек, коры по трансекте впритык в 2-кратной повторности были поставлены воронки диаметром 13 см. Поскольку присутствие шишек, толстых веток приводит к сильному варьированию, они были удалены из проб. Распределение опада в фитогенном поле по данным за 3 года наблюдений показано на рис. 4. Небольшое увеличение его количества в начале трансекта связано с тем, что у самого ствола процесс интенсивного отмирания хвои уже прошел, зона максимального опада переместилась на некоторое отдаление от ствола, затем идет уменьшение опада, особенно резкое у края кроны. Сходная картина обнаружена и в изменении проективного покрытия: у ствола вся поверхность почвы покрыта опадом (95—100 %), затем его количество уменьшается и составляет в центре кроны 60—70 %, у ее края менее 10 %. (В последнем случае оно может быть занижено в силу методических причин — хвоя проваливается в моховой ковер). Количество опада достоверно связано с расстоянием от ствола — $\eta^2 = 0.6$. Под кронами маленьких елей количество опада примерно одинаково на всем протяжении трансекта, его проективное покрытие 20—30 %, что немногим более, чем на фоне.

В итоге можно сказать, что в процессе жизнедеятельности ель трансформирует все экологические факторы: одни менее глубоко, другие существенно. Направленность и степень изменения у них различны, но вполне определенны.

В литературу введено понятие «напряженность фитогенного поля». Оно отражает степень изменений, вносимых особью растения в процессе жизнедеятельности в окружающую среду, различается в разных точках фитогенного поля, падая по мере удаления от этой особи. О напряженности судят либо по изменению экологических факторов в фитогенном поле, либо по реакции произрастающих здесь растений. Для полного представления о фитогенных полях растений мы считаем необходимым использовать оба пути.

Ранее были рассмотрены изменения отдельных факторов в зоне влияния ели. На основе полученных данных мы определили обобщенную, интегрированную напряженность фитогенного поля как совокупное изменение всех рассмотренных факторов. Для построения линии регрессии в расчет принимались факторы, играющие существенную роль в жизни растения (освещенность, осадки, влажность почвы, мощность лесной подстилки, опад). Кроме того, закономерно и сильно изменяясь в пределах фитогенного поля, именно они могут характеризовать его напряженность. Теснота связи значений этих факторов с расстоянием от ствола высока (величина колеблется в пределах 0.60—0.95). Кривая напряженности построена следующим образом. Поскольку значения всех факторов выражены в процентах от фоновых значений, они сравнимы и поддаются арифметическим операциям. Для каждой точки и каждого фактора найдены абсолютные (без учета знака) значения разницы между фоном, принятым за 100 %, и значением фактора (% от фона) в этой точке. Далее полученные разницы суммировались и в каждой точке для каждого фактора найдена доля (в %) от этой суммы. Для каждой точки сосчитана сумма долей всех факторов и наконец все полученные значения выражены в процентах от наибольшего значения. Итоговый ряд напряженности изменяется от 100 (наибольшее влияние ели) до 0, где оно отсутствует. Видно, что влияние ели уменьшается от ствола к краю кроны, причем это уменьшение идет равномерно (рис. 5).

При описании горизонтальной структуры фитогенного поля дерева выделяют 3 концентрические зоны (пояса): приствольная, зона кроны и зона корневых влияний (Заугольнова и др., 1988). Это деление можно принять лишь как схему для удобства исследователя, поскольку зоны или пояса не имеют границ, изменение напряженности

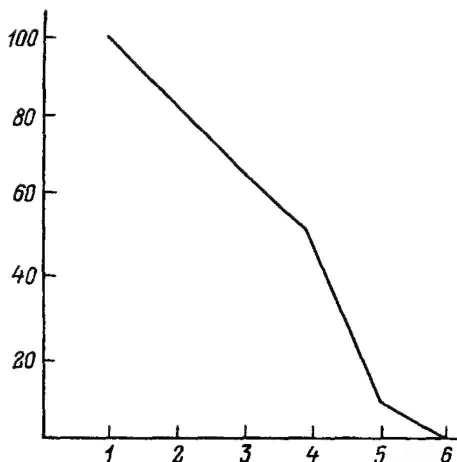


Рис. 5. Изменение напряженности фитогенного поля ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (см. рис. 1); по оси ординат — напряженность, %.

носит клинальный характер. Разные отрезки кривых, описывающих изменение экологических факторов, несколько различаются трендом, однако резкие изменения, как показывают наши исследования и литературные данные, редки. В литературе, посвященной исследованию фитогенного поля, принято различать его внутреннюю и внешнюю части, причем высказано предположение, что на границе этих частей напряженность меняется скачкообразно. К такому заключению пришел Ю. И. Самойлов (1983), изучая фитогенные поля одиночных дубов в пойме р. Луга. В нашем исследовании напряженность уменьшалась постепенно; скачков как в подкроновом пространстве, так и за его пределами (т. е. от края кроны к фону) не отмечалось. Такое расхождение можно объяснить двумя причинами. Во-первых, это разная архитектоника крон ели и дуба (пирамидальность ели предполагает постепенное уменьшение влияния на среду в связи с уменьшением толщи кроны). Во-вторых, следует принять во внимание специфику объектов исследования: влияние дубов рассматривалось на фоне лугового сообщества, т. е. здесь резкая граница определялась соседством разных типов растительности (древесного и травянистого); в нашем случае влияние елей рассматривалось в лесном сообществе.

Рассмотрим реакцию напочвенного покрова на влияние ели. Степень трансформации комплекса экологических факторов и, следовательно, влияние особи на окружающие растения возрастают по мере увеличения ее размеров с возрастом, поэтому, так же как при анализе трансформации экологических факторов в фитогенном поле ели, отдельно рассмотрено влияние молодых низких елей и крупных с хорошо сформировавшейся кроной. Поведение основных видов кустарничков, синузий зеленых мхов и кустистых лишайников в фитогенном поле крупных елей показано в табл. 1 и на рис. 6. Линии регрессии показывают, что направленность изменений одинакова: проективное покрытие всех видов напочвенного покрова возрастает в направлении от ствола к краю кроны (но, точнее сказать, падает от края кроны к приствололовой части, потому что влиянием ели вызвано именно падение, а не возрастание). Линии регрессии обнаруживают специфику реакции видов на изменение среды в фитогенном поле ели. Вереск, принимающий весьма заметное участие в напочвенном покрове (его покрытие на фоне составляет в среднем 12—14 %), практически исчезает из подкронового пространства, сохраняясь лишь на краю кроны. Таким же образом ведет себя и водяника. Существенно меняется поведение черники: если в среднем в сообществе ее покрытие также достаточно высоко — 14—15 %, то в районе ствола она либо отсутствует, либо имеются только отдельные побеги. Синузия зеленых мхов, образующая на фоне сплошной ковер с покрытием 85—90 %, здесь превращается в отдельные небольшие латочки или

ТАБЛИЦА 1

Изменение проективного покрытия (%) компонентов напочвенного покрова в фитогенном поле ели; теснота связи (η^2) с напряженностью поля

Вид, синузия	Зоны фитогенного поля					Фон	η^2
	пристволовая часть	крона			край кроны		
Зеленые мхи	8	23	34	52	80	91	0.71
Кустистые лишайники	2	2	4	5	6	6	0.36
Vaccinium myrtillus	1	3	8	12	20	14	0.66
Vaccinium vitis-idaea	7	10	12	15	18	15	0.42
Calluna vulgaris	—	—	—	—	4	12	0.78

полностью исчезает. Менее других подверженными влиянию оказались брусника и лишайники. Синузия последних распределена неравномерно, ее покрытие незначительно (не превышает 8—10 % на фоне и 1—2 % у ствола). Такое поведение видов вполне согласуется с их экологическими свойствами. Так, в отличие от черники менее требовательная к увлажнению и почвенному богатству брусника сохраняется в самой неблагоприятной пристволовой части фитогенного поля.

Изменение проективного покрытия как ответную реакцию можно ожидать при достаточно сильном воздействии. Ему предшествует, видимо, изменение жизненного состояния или виталитета растения, визуально не всегда заметного. В нашем же случае обратило на себя внимание лучшее развитие зеленых мхов и черники в районе края кроны. Моховой ковер здесь плотнее и выше, ярко зеленого цвета. Черника отличалась большей высотой парциальных кустов и более крупными листьями, что и подтвердилось проведенными измерениями. В качестве показателя жизненного состояния зеленых мхов была взята длина физиологически активной зеленой части преобладающего в моховой синузии *Pleurozium schreberi*, у черники измерялась длина листовой пластинки листьев последнего годичного побега. Результаты сравнения показаны в табл. 2. Наибольшие значения выбранные показатели имеют в зоне края

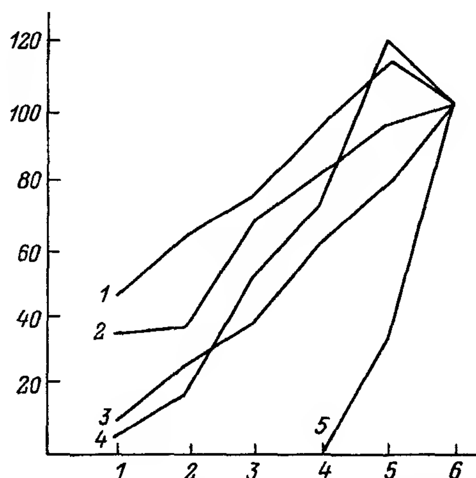


Рис. 6. Изменение проективного покрытия кустарничков и синузий мхов и лишайников в фитогенном поле ели.

1 — *Vaccinium vitis-idaea*, *2* — лишайники, *3* — зеленые мхи, *4* — *Vaccinium myrtillus*, *5* — *Calluna vulgaris*. По оси абсцисс — положение под кроной (см. рис. 1); по оси ординат — проективное покрытие, доля от фона, %.

ТАБЛИЦА 2

Жизненное состояние *Pleurozium schreberi* и *Vaccinium myrtillus* в фитогенном поле ели

Вид	Зоны фитогенного поля		Фон
	под кроной	край кроны	
Pleurozium schreberi (длина зеленой части, см)	2.9 ± 0.08	3.5 ± 0.09	3.2 ± 0.09
Vaccinium myrtillus (длина листовой пластинки, см)	—	1.8 ± 0.02	1.6 ± 0.02

кроны. Интересно отметить, что такая же закономерность наблюдалась и в фитогенных полях маленьких елей (до 2 м), что свидетельствует и о их влиянии на напочвенный покров, которое еще не привело к изменению проективного покрытия.

Сравнение жизненности черники и зеленых мхов дает основание считать край кроны наиболее благоприятным местообитанием не только в пределах фитогенного поля ели, но и по сравнению с фоновыми условиями сухого соснового леса: здесь уже достаточно света и влаги, а небольшое притенение защищает растения в засушливые жаркие периоды от перегрева и иссушения. Для черники благоприятна мощная подстилка, создаваемая хорошо развитым здесь моховым покровом.

Край кроны характеризуется минимальной напряженностью фитогенного поля: здесь соотношение видов напочвенного покрова определяется не только влиянием ели, но в большой мере их взаимодействием. Так, если в подкроновом пространстве брусника и черника связаны положительной связью ($r = 0.15$), т. е. увеличение их проективного покрытия вызвано падением напряженности, то у края кроны положительная связь меняется на отрицательную ($r = -0.21$), как на фоне. В этих условиях черника, будучи более сильным конкурентом, снижает обилие брусники. Сходная ситуация отмечена в работе С. Ф. Котова (1983).

Таким образом, наше исследование подтвердило сильное эдификаторное воздействие одиночной ели. В зоне максимальной напряженности своего фитогенного поля ель в отличие от многих других древесных пород не изменяет напочвенный покров, а уничтожает его; в результате при высокой сомкнутости древостоя формируются мертвопокровные ельники. В связи с этим нам представляется полезным следующий критерий при определении эдификаторной силы: может ли одна особь рассматриваемого вида существенно изменить среду и оказать влияние на окружающие растения или ощутимый эффект достигается только в результате коллективного воздействия.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49411), а также программы «Университеты России» № 992642.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений. М., 1988. 181 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Строение кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. ЛГУ. 1990. № 10. С. 38—43.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли видов: Автореф. ... канд. дис. Л., 1983. 23 с.
Медведев Л. В. Принципы изучения перераспределения атмосферных осадков древостоем // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М., 1983. С. 118—138.
Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.
Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., 1969. 150 с.

Санкт-Петербургский государственный
университет
E-mail: ipatov@op5241.spb.edu

Получено 13 XI 2000

SUMMARY

The tenseness of *Picea abies* ecological field as a total of the transformation of all the explored ecological factors is calculated. Close correlation of projective cover degree of ground vegetation species with this indicator is shown.

УДК 581.526.53 (470.51/.54)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© С. В. Баландин

ДИНАМИКА СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКТУССКИХ ГОР (СРЕДНИЙ УРАЛ)

S. V. BALANDIN. THE DYNAMICS OF STEPPE VEGETATION IN THE UKTUS MOUNTAINS (THE MIDDLE URALS)

Дается характеристика современного состояния степной растительности Уктусских гор (Средний Урал). Проводится анализ динамики степей за 15-летний период в результате действия антропогенных и естественных факторов. Обсуждаются проблемы охраны степной растительности.

Ключевые слова: степь, динамика, трансформация.

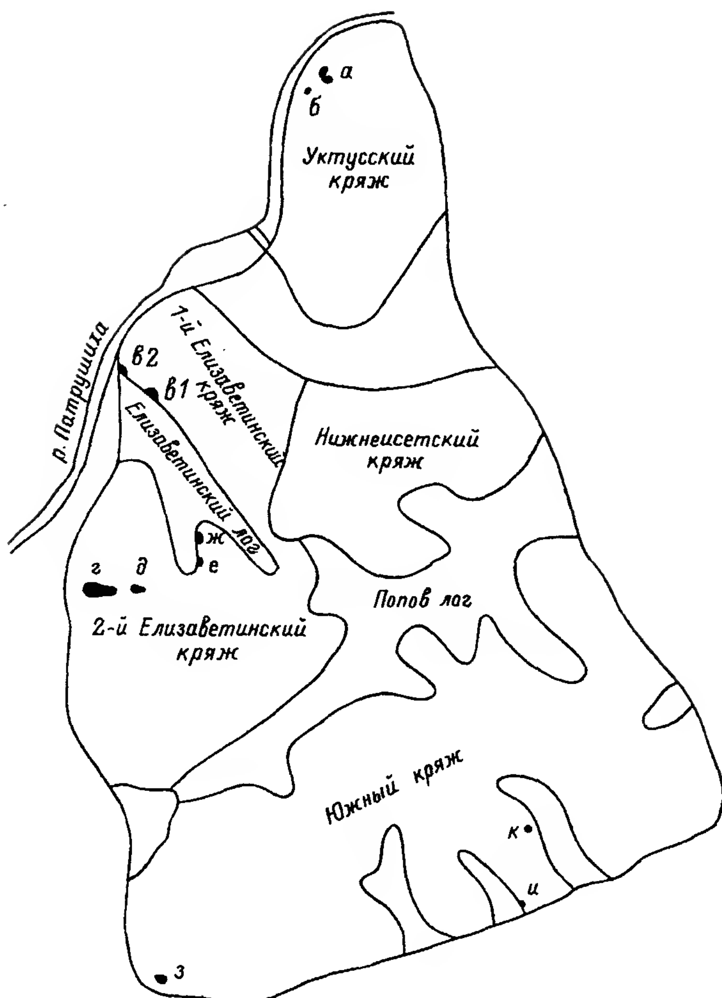
Степи на границах своего распространения вызывают особый интерес, поскольку представляют собой, как правило, реликтовые участки. Участки степей на северном пределе своего распространения встречаются в окрестностях г. Екатеринбурга на Уктусских горах (см. рисунок).

Степная растительность Уктусских гор изучается с конца XIX в. Собранные материалы хранятся в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER). Публикации начались с конца 60-х гг. XX в. (Прокаев, 1968). Это позволяет проследить динамику степной растительности за 15-летний период, чему посвящена данная статья.

Материал и методика

Уктусские горы — небольшой низкогорный массив восточного макросклона Среднего Урала, находящийся в лесопарковой зоне г. Екатеринбурга. Он простирается с севера на юг на 10—12 км, с запада на восток — от 1.5—2 мм на севере до 7—8 км на юге. Абсолютная высота массива достигает 386 м над ур. м. Уктусские горы — ботанический памятник природы, организованный для охраны степей на северном пределе их распространения; расположен в подзоне южной тайги бореально-лесной зоны.

Степную растительность на Уктусских горах изучали в 1995 и 1996 гг. Ранее было описано 11 степных участков (Прокаев, 1968; Прокаев, Карганин, 1980; Сторожева,



Картосхема Уктусских гор.

Буквами («а»—«к») обозначены изученные степные участки (пояснения в тексте).

1987; Баландин, 1998). Описание растительных сообществ проводили по общепринятым методикам (Понятовская, 1964; Миркин, Розенберг, 1978; Нешатаев, 1987). Деревья учитывались на площади 500 м², кустарники — 400 м², травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы — 100 м² (если позволяла площадь сообщества). Обилие видов оценивалось по шкале: «+» — проективное покрытие менее 1 % (sol. по шкале Друде), 1 — 1—5 % (sol.), 2 — 6—15 % (sp.), 3 — 16—25 % ($cop._1$), 4 — 26—50 % ($cop._2$), 5 — 51—75 % ($cop._3$), 6 — 76—100 % (soc.).

Степень антропогенной трансформации растительных сообществ оценивалась по доле участия синантропных видов (Горчаковский, 1984; Gorchakovsky, 1987). 1-я стадия деградации характеризуется небольшим числом (3—7) синантропных видов с незначительным обилием (sol.), на 2-й стадии число синантропных видов возрастает (7—23), из них 1 выступает в роли кодоминанта (обилие sp.-$cop._1$), для 3-й стадии характерно снижение числа синантропных видов (7—11), но выход одного из них на позицию доминанта (обилие $cop._2$-$cop._3$). Названия видов сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995), мхов — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1978). Звездочкой отмечены

синантропные виды. Определение листостебельных мхов проводилось А. П. Дьяченко (Уральский педагогический университет).

В результате проведенных исследований описаны все имеющиеся степные участки на Уктусских горах, а также обследованы те места, где они раньше отмечались.

Результаты и их обсуждение

Степная растительность на Уктусских горах представлена незначительными по площади фрагментами среди окружающих ее лесов. Степи расположены на крутых каменистых склонах преимущественно южной экспозиции и приурочены к выходам дунитов и перидотитов. Обозначение степных участков (см. рисунок) соответствует обозначениям в статье В. И. Прокаева, А. А. Каргашина (1980).

Участок «а»

В 1980 г. здесь на площади 0.9 га была мордовниково-типчаковая степь (Прокаев, Каргашин, 1980). В настоящее время удалось найти 2 степных сообщества, которые находятся на 1-й стадии антропогенной трансформации.

Сибирсковасильково-мордовниковая степь расположена на площади 30 × 40 м. Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 30° южной экспозиции. С севера, востока и запада граничит с сосновым лесом, с южной стороны примыкает к пойменному лугу. Поверхность почвы на 30 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней (10 %), а также обнаженной почвой с мелкой галькой (20 %). Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 30 %) образуют: балл 2 — *Centaurea sibirica* L., *Echinops ruthenicus* Bieb.; балл 1 — *Festuca valesiaca* Gaudin, *Gallium ruthenicum* Willd., *Veronica spicata* L.; балл «+» — *Achillea millefolium* L., *Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Amoria montana* (L.) Sojak, **Atriplex patula* L., **Berteroa incana* (L.) DC., *Campanula sibirica* L., *Carex caryophyllea* Latourr., **Chenopodium album* L., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Elytrigia reflexiaristata* (Nevski) Nevski, *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Linaria vulgaris* L., *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa angustifolia* L., **Polygonum aviculare* L., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Silene baschkirorum* Janisch., *S. repens* Patrin, *Thymus talijevii* Klck. ex Shost.; рядом с площадкой в сообществе встречается **Plantago media* L. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) составляют: балл «+» — *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G., *Cladonia coniocraea* (Flk.) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. pyxidata* (L.) Hoffm.

Сибирсковасильково-типчаковая степь расположена на площади 20 × × 40 м. Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 24° южной экспозиции. С севера, востока и запада граничит с сосновым лесом, с южной стороны примыкает к пойменному лугу. Поверхность почвы на 20 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Chamaecytisus ruthenicus*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 40 %) образуют: балл 2 — *Centaurea sibirica*, *Festuca valesiaca*; балл 1 — *Echinops ruthenicus*, *Galium ruthenicum*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Potentilla humifusa*, *Veronica spicata*; балл «+» — *Achillea millefolium*, **Berteroa incana*, *Campanula sibirica*, *Carex caryophyllea*, **Chenopodium album*, *Dianthus versicolor*, *Euphorbia caesia* Kar. & Kir., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Hylotelephium triphyllum*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, **Polygonum aviculare*, *Potentilla impolita* Wahlenb., *Thymus talijevii*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) составляют: балл «+» — *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum* Hedw., *Cladonia fimbriata*, *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.

За 15-летний период произошло сокращение площади степей с 0.9 до 0.2 га, изменение состава доминирующих видов и антропогенная трансформация в результате чрезмерного рекреационного воздействия. До 1980 г. здесь проводилась разработка дунитов.

Участок «б»

В 1980 г. здесь была мордовниково-типчаковая степь на площади 0.2 га. В настоящее время не удалось найти выраженных степных сообществ. Отдельные степные виды (*Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*, *Galium ruthenicum*) встречаются лишь в составе рудеральных сообществ. Отмечены лишь единичные сибирсковасильково-типчаковые группировки площадью до 15 м².

Участок «в» («в1», «в2»)

На участке «в1» в 1980 г. располагалась мордовниково-типчаковая степь (0.4 га). Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 70 %) образован: $cop._1$ — *Echinops ruthenicus*, *Festuca valesiaca*; sp. — *Centaurea sibirica*, *Onosma simplicissima* L.; sol. — *Allium rubens*, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Artemisia sericea* Web., *Aster alpinus* L., *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Euphorbia caesia*, *Inula hirta* L., *Koeleria cristata*, *Potentilla argentea* L., *P. humifusa*, *Silene baschkirorum*, *Verbascum thapsus* L., *Veronica spicata*. В нижней части склона к ней примыкала разнотравная степь (0.2 га), которая в 1968 г. была ковыльно-разнотравной степью, но трансформировалась в результате рекреации, выпаса скота, сбора ковыля на букеты. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria* L., *Spiraea crenata* L. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 80 %) образован: $cop._1$ — *Festuca valesiaca*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata* L.; sp. — *Amoria montana*, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Helictotrichon desertorum*; sol. — *Aconogonon alpinum* (All.) Schur, *Astragalus danicus* Retz., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Galium tinctorium* (L.) Scop., *Lupinaster pentaphyllus*, *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Pimpinella saxifraga* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Vincetoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed. В настоящее время здесь распространена сибирсковасильково-мордовниковая степь на площади 30 × 40 м. Подстилающая коренная порода — серпентинизированный перидотит, склон 24° южной экспозиции. С севера, востока и запада граничит с сосновым лесом, с южной стороны примыкает к разнотравному лугу. Поверхность почвы на 15 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Древесный ярус представлен одиночными деревцами *Pinus sylvestris* L. до 90 см высотой. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) образуют: балл 1 — *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*; балл «+» — *Spiraea crenata*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 40 %) составляют: балл 2 — *Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*; балл 1 — *Aster alpinus*, *Carex caryophyllea*, *Dianthus versicolor*, *Festuca valesiaca*, *Potentilla humifusa*, *Veronica spicata*; балл «+» — *Allium rubens*, *Arenaria serpyllifolia* L., *Helictotrichon desertorum*, *Hylotelephium triphyllum*, *Phleum phleoides*, *Silene nutans* L., *S. repens*, *Vincetoxicum albowianum*; рядом с площадкой в сообществе встречаются *Achillea millefolium*, *Aconogonon alpinum*, *Artemisia sericea*, *Fragaria viridis*, *Galium ruthenicum*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Poa angustifolia*, *Pulsatilla flavesvens*, *Stipa pennata*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Abietinella abietina*, *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *B. salebrosum*, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. pyxidata*, *Eurhynchium pulchellum*.

За 15-летний период произошло уменьшение степного участка с 0.6 до 0.12 га, полная трансформация разнотравной степи в нижней части склона в результате

антропогенного воздействия, изменение состава доминирующих видов. Отмечается также наступление окружающей лесной растительности на степной участок.

На участке «в2» в 1968 г. была ковыльно-разнотравная степь (0.06 га). К настоящему времени состав доминирующих видов и площадь сообщества остались без изменений. Степь находится на 1-й стадии антропогенной трансформации. Постилающая коренная порода — серпентинизированный перидотит, склон 22° юго-западной экспозиции. На севере граничит с порослью сосняка, с юга и запада к нему примыкают разнотравные луга, с востока — сосновый лес. Поверхность почвы на 2 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл 1 — *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt; балл «+» — *Chamaecytisus ruthenicus*, *Rosa acicularis* Lindl., *R. majalis* Herrm. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 60 %) образуют: балл 2 — *Stipa pennata*; балл 1 — *Amoria montana*, *Artemisia commutata* Bess., *A. sericea*, *Carex caryophyllea*, *C. ovalis* Good., *Fragaria viridis*, *Galium ruthenicum*, *Onosma simplicissma*, *Phleum phleoides*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla humifusa*, *Silene nutans*, *Thalictrum minus* L., *Veronica spicata*, *Vincetoxicum albowianum*; балл «+» — *Achillea millefolium*, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Allium strictum* Schrad., **Artemisia absinthium* L., *A. latifolia* Ledeb., **A. vulgaris* L., *Astragalus danicus*, *Centaurea scabiosa* L., *Dianthus versicolor*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Erysimum hieracifolium* L., *Filipendula stepposa* Juz., *F. vulgaris* Moench, *Galium boreale* L., *Hylotelephium triphyllum*, *Inula hirta*, *Lathyrus pisiformis* L., *Lupinaster pentaphyllus*, *Phlomoides tuberosa*, **Plantago media*, *Poa angustifolia*, *Polygala comosa*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla impolita*, *Pulsatilla flavesvens*, *Rubus saxatilis* L., *Senecio jacobaea* L., *Serratula coronata* L., *Solidago virgaurea* L.; рядом с площадкой в сообществе встречаются *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel., *Verbascum thapsus*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Abietinella abietina*.

Участок «г»

Ранее — один из наибольших участков. В 1980 г. здесь встречались мордовниково-овсецовая (2.7 га), мордовниково-типчаковая (0.8 га) и разнотравная (0.02 га) степи. До настоящего времени здесь производится добыча дунитов. Травяно-кустарничковый ярус мордовниково-овсецовой степи (проективное покрытие 80 %) образовывали: cop.$_2$ — *Echinops ruthenicus*, *Helictotrichon desertorum*; sp. — *Centaurea sibirica*, *Phleum phleoides*; sol. — *Allium rubens*, *Artemisia sericea*, *Aster alpinus*, *Eremogone saxatilis*, *Euphorbia caesia*, *Filipendula vulgaris*, *Galium ruthenicum*, *Inula hirta*, *Onosma simplicissima*, *Potentilla humifusa*, *Silene baschkirorum*, *Veronica spicata*. В настоящее время на участке распространена только мордовниково-разнотравная степь на площади 1200 м². Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 12° юго-восточной экспозиции. На севере, востоке и юге граничит с сосновым лесом, на западе — с карьером, где проводятся разработки дунита. Поверхность почвы на 20 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Chamaecytisus ruthenicus*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 30 %) образуют: балл 2 — *Echinops ruthenicus*; балл 1 — *Carex caryophyllea*, *Centaurea sibirica*, *Filipendula vulgaris*, *Helictotrichon desertorum*, *Onosma simplicissima*, *Phleum phleoides*, *Potentilla humifusa*, *Veronica spicata*; балл «+» — *Achillea millefolium*, *Allium rubens*, *Artemisia latifolia*, *A. sericea*, *Aster alpinus*, *Astragalus danicus*, *Campanula sibirica*, *C. wolgensis* P. Smirn., *Dianthus versicolor*, *Euphorbia caesia*, *Galium ruthenicum*, *Hylotelephium triphyllum*, *Linaria vulgaris*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Poa angustifolia*, *Pulsatilla flavescens*, *Silene nutans*, *S. repens*; рядом с площадкой в сообществе встречается *Eremogone saxatilis*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 5 %) представлен: балл 1 — *Abietinella abietina*; балл «+» — *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia pyxidata*, *Eurhynchium pulchellum*.

За 15-летний период площадь степей уменьшилась с 3.52 до 0.12 га в связи с разработкой дунитов в западной части участка и интенсивным наступлением лесной растительности преимущественно с востока. Произошло уменьшение разнообразия степной растительности и изменение доминирующих видов.

Участок «д»

В 1980 г. степная растительность была представлена разнотравной степью (1 га) и мордовниково-овсецовой степью (0.4 га). В настоящее время здесь распространена преимущественно мордовниково-разнотравная степь (1400 м²). Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 10° южной экспозиции. Сообщество со всех сторон окружено сосновым лесом. Поверхность почвы на 5 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев и кустарников нет. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 30 %) образуют: балл 2 — *Echinops ruthenicus*; балл 1 — *Aster alpinus*, *Centaurea sibirica*, *Helictotrichon desertorum*, *Onosma simplicissima*, *Veronica spicata*; балл «+» — *Allium rubens*, *Artemisia sericea*, *Campanula sibirica*, *C. wolgensis*, *Carex caryophyllea*, *Dianthus versicolor*, *Eremogone saxatilis*, *Filipendula vulgaris*, *Galium ruthenicum*, *Hylotelephium triphyllum*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla humifusa*, *Pulsatilla flavescens*, *Silene nutans*, *S. repens*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 10 %) представлен: балл 1 — *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia fimbriata*, *C. pyxidata*; балл «+» — *Bryum caespiticium* Hedw., *Eurhynchium pulchellum*, *Weissia brachycarpa* (Ness et Hornsch. in Nees et al.) Juz. Отдельными фрагментами по границе между предыдущим сообществом и окружающим его лесом встречается овсецовая степь (150 м²). Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 11° юго-восточной экспозиции. На юго-востоке граничит с сосновым лесом, с остальных сторон окружена предыдущим сообществом. Поверхность почвы на 5 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев и кустарников нет. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 60 %) образуют: балл 4 — *Helictotrichon desertorum*; балл 2 — *Echinops ruthenicus*; балл 1 — *Aster alpinus*, *Centaurea sibirica*, *Veronica spicata*; балл «+» — *Carex caryophyllea*, *Dianthus versicolor*, *Galium ruthenicum*, *Hieracium umbellatum* L., *Hylotelephium triphyllum*, *Onosma simplicissima*, *Phleum phleoides*, *Potentilla humifusa*, *Pulsatilla flavescens*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 5 %) представлен: балл 1 — *Cladonia fimbriata*, *C. pyxidata*; балл «+» — *Brachythecium salebrosum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*.

За 15-летний период площадь степей уменьшилась с 1.4 до 0.15 га в связи с интенсивным наступлением лесной растительности, произошло изменение доминирующих видов.

Участки «е» и «ж»

В 1980 г. были заняты мордовниково-овсецовой степью площадью 0.04 (участок «е») и 0.08 га (участок «ж»). За 15-летний период происходило наступление лесной растительности и по участкам прошла дорога. В настоящее время степь на обоих участках можно считать исчезнувшей, отдельные растения этих сообществ встречаются лишь по обочинам дороги (*Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*, *Filipendula vulgaris*, *Galium ruthenicum*, *Veronica spicata*).

Участок «з»

В 1980 г. была распространена разнотравная степь на площади 0.2 га, которая являлась антропогенным вариантом ковыльно-разнотравной степи, встречавшейся на этом участке в 1968 г. (Прокаев, Каргашин, 1980). На большей части степного участка до настоящего времени продолжается добыча дунитов, что привело к

исчезновению степи. Отдельные растения степного сообщества встречаются лишь по окраинам разработки (*Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium ruthenicum*, *Genista tinctoria*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Veronica spicata*).

Участок «и»

В 1980 г. степная растительность была представлена разнотравной степью (0.08 га) и ковыльно-разнотравной степью (0.06 га). В 1987 г. (Сторожева, 1987) отмечалось интенсивное наступление лесной растительности, которое продолжается и поныне. В настоящее время здесь распространена овсецово-разнотравная степь на площади 70 м². Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 15° южной экспозиции. С южной стороны граничит с дорогой, за которой расположены рудеральные сообщества, с остальных окружена сосновым лесом. Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие 5 %) представлен: балл 1 — *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*; балл «+» — *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 50 %) образуют: балл 3 — *Helictotrichon desertorum*; балл 2 — *Fragaria viridis*; балл 1 — *Echinops ruthenicus*, *Galium ruthenicum*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata*, *Vincetoxicum albowianum*; балл «+» — *Achillea millefolium*, *Amoria montana*, *Artemisia latifolia*, *A. sericea*, *Aster amellus* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Carex caryophyllea*, *Centaurea scabiosa*, *C. sibirica*, *Dianthus versicolor*, *Filipendula vulgaris*, *Galatella biflora* (L.) Nees, *Hylotelephium triphyllum*, *Inula hirta*, *Lathyrus pratensis* L., *Melampyrum cristatum* L., *Onosma simplicissima*, *Pimpinella saxifraga*, *Poa angustifolia*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla humifusa*, *P. impolita*, *Seseli krylovii* (V. Tichomirov) M. Pimen. et Sdobnina, *Silene nutans*, *Veronica spicata*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia coniocraea*, *C. pyxidata*.

За 15-летний период площадь степного участка уменьшилась с 0.14 до 0.007 га в связи с наступлением лесной растительности, произошло изменение доминирующих видов и уменьшение разнообразия степной растительности. Участок находится на грани существования в связи с катастрофическим уменьшением его площади в результате естественных факторов.

Участок «к»

В 1980 г. здесь была мордовниково-овсецовая степь (0.2 га), в настоящее время — сибирсковасильково-мордовниковая степь на участке 20 × 30 м. Подстилающая коренная порода — дуниты, склон 22° южной экспозиции. С южной стороны граничит с искусственным водоемом, с остальных окружена сосновым лесом. Поверхность почвы на 30 % оголена и представлена выходами коренных пород и камней. Деревьев нет. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: балл «+» — *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 25 %) образуют: балл 2 — *Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*; балл 1 — *Galium ruthenicum*, *Phleum phleoides*; балл «+» — *Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis* Sibth., *Allium rubens*, *Artemisia sericea*, *Dianthus versicolor*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Onosma simplicissima*, *Poa angustifolia*, *Potentilla humifusa*, *Silene nutans*, *Stipa pennata*, *Veronica spicata*, *Vincetoxicum albowianum*. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 5 %) представлен: балл 1 — *Abietinella abietina*; балл «+» — *Brachythecium salebrosum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Cladonia pyxidata*.

За 15-летний период площадь участка уменьшилась с 0.2 до 0.06 га в связи с наступлением лесной растительности, произошло изменение доминирующих видов.

Таким образом, несмотря на то что Уктусские горы являются ботаническим памятником природы, организованным для охраны реликтовых участков степной растительности, в настоящее время эти участки подвергаются все возрастающему

антропогенному воздействию. Наибольшую угрозу для них представляет разработка дунитов, прокладка дорог, чрезмерное рекреационное воздействие.

Кроме антропогенных факторов на динамику степной растительности влияют и естественные факторы, например наступление окружающих сосновых лесов на степные сообщества (участки «г», «д», «и»). Однако после пожаров, которые уничтожают подрост, а иногда и взрослые деревья на сухих участках, возможно восстановление степей.

Один вид степей Уктусских гор — ковыль перистый *Stipa pennata* приводится в Красной книге РСФСР (1988) и Красной книге Среднего Урала (1996). Он обнаружен на участках «в1» (32 генеративные особи, возрастные состояния g_1—g_3), «в2» (167), «и» (180), «к» (72). По данным В. И. Прокаева, А. А. Каргашина (1980), ковыль произрастал ранее на участках «а», «д», а также исчезнувшем участке «з». Из видов, входящих только в Красную книгу Среднего Урала (1996), в степных сообществах встречаются: *Aster alpinus* (участки «в1», «г», «д»), *Pulsatilla flavescens* («в1», «в2», «г», «д»), *Thymus taliyevii* («а»).

Гербарные сборы прошлых лет, начиная с 1870 г., сделаны в тех же местах, где эти виды встречаются сегодня.

Заключение

На Уктусских горах выявлено 7 степных участков из 11, существовавших ранее; 4 прекратили свое существование в результате антропогенного воздействия. За 15-летний период наблюдается общая тенденция уменьшения площади и разнообразия сообществ степных участков, изменения доминирующих видов. Воздействие естественных факторов проявляется в наступлении лесной растительности на степные сообщества. Ковыль перистый, внесенный в Красные книги, значительно сократил свое распространение. Ранее он встречался на 7 участках, сейчас — на 4. Для сохранения степной растительности Уктусских гор необходимо запретить какую-либо хозяйственную деятельность на степных участках, приводящую к их деградации и полному уничтожению.

Благодарности

Автор выражает большую благодарность А. П. Дьяченко за определение листостебельных мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С. В. Степная растительность Уктусских гор (Средний Урал) // Проблемы биомониторинга естественных ландшафтов на Урале и в Северном Казахстане. Кустанай, 1998. С. 4—14.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР. Arctoa. 1992. Т. 1(1-2). С. 1—85.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 279 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1978. Вып. 5. 305 с.

Понятовская В. Н. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.

Прокаев В. И. Степная растительность Уктусских гор в г. Свердловске // Учен. зап. Свердлов. гос. пед. ин-та. 1968. Сб. 80. Вып. 5. С. 75—86.

Прокаев В. И., Каргашин А. А. Ботанический памятник природы «Уктусские горы» на Среднем Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980. С. 109—117.

Сторожева М. М. Флора и растительность Уктусских гор (Средний Урал). Свердловск, 1987. 68 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Gorchakovsky P. L. Anthropogenic changes in meadow and steppe vegetation and their assessement // Erfassung und Bewertung antropogener Vegetationsveränderungen. Wissenschaft. Beitrage. Halle, 1987. T. 2. S. 44—61.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН
Екатеринбург

Получено 17 II 1999

SUMMARY

Steppe vegetation of the Uktus Mountains has been studied. Over a period of 15 years the area and diversity of steppe communities tended to decrease and the dominant species changed. As a result of anthropogenic influence, four sites out of 11 communities disappeared and one site is sufficiently reduced. The advance of forest vegetation against steppe communities is considered as a natural factor. In three sites this process is very intense and in two sites it is considerably slower. To preserve the steppe vegetation it is necessary to prohibit all kinds of human activities in the sites.

УДК 581.526.4(282.251.1):581/93

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© Н. И. Игошева

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ОБИ

N. I. IGOSHEVA. COMPOSITION, STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF MEADOW VEGETATION OF MIDDLE PART IN THE OB RIVER BASIN

Изучено современное состояние пойменной луговой растительности Средней Оби. Проведен анализ распределения по профилю поймы ценотических и экологических групп растений. Показано изменение флористического состава и структуры лугов разных уровней поймы в ходе антропогенной деградации.

Ключевые слова: пойменные луга; состав, структура, продуктивность лугов, изменение по профилю поймы, Средняя Обь.

Общие тенденции изменения пойменной луговой растительности в северных регионах были рассмотрены в ряде работ (Аврамчик, 1961; Барыщников, 1961; Дыдина, 1961; Савкина, 1970; Помоконов, 1978; Гафуров, Скулкин, 1987).

Задача данной работы — изучение динамики флористического состава, структуры и запасов фитомассы лугов разных уровней поймы среднего течения р. Оби под воздействием комплекса антропогенных факторов.

Методика исследования

Исследования проводились в пойме Средней Оби на участке между городами Сургут и Нефтеюганск, где хорошо выражены все уровни поймы. Формирование растительности в районе исследования проходит в условиях относительно короткого вегетационного периода (60—80 дней) и низких температур воздуха и почвы. Главные факторы антропогенного воздействия, вызывающие деградацию, — сенокошение, выпас скота и загрязнение нефтепродуктами.

Для изучения пойменных луговых сообществ в наиболее типичных местах закладывали профили перпендикулярно берегу, затем их расчленяли на отрезки с относительно однородной растительностью. В пределах каждого отрезка выделяли пробные площади размером 10 × 10 м, на которых проводили описания. Латинские названия приведены по С. К. Черепанову (1995), мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992). Уровень синантропизации растительных сообществ определяли по доле участия в их составе синантропных видов (Горчаковский, Абрамчук, 1983; Горчаковский, 1984). 1-я стадия синантропной деградации лугов характеризовалась присутствием 10—30 % синантропных видов, 2-я — 31—50, 3-я — 51—100 %. Учет фитомассы производили по общепринятым методикам (Понятовская, 1964; Семенова-Тян-Шанская, 1977; Макаревич, 1978) в период максимального развития травостоя (середина августа) на случайно размещенных площадках размером 0.25 м² в 10-кратной повторности. Травостой срезали на уровне поверхности почвы, в камеральных условиях разбирали по агроботаническим группам, отдельно собирали ветошь и подстилку. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Далее проводили статистическую обработку данных (Василевич, 1969). Статистическая ошибка при определении запасов фитомассы не превышала 15 %.

Характеристика сообществ

Пойменные луговые сообщества представлены 9 основными ассоциациями. В зависимости от положения в пойме их можно разделить на 3 группы.

Ассоциации высокого уровня поймы (табл. 1), затапливаемые в период весеннего наводка не ежегодно и на непродолжительный срок (25—40 дней).

Ассоциация разнотравно-тростниковидно-двукисточниковая (Phalaroides arundinacea + Lythrum salicaria, Thalictrum simplex, Sanguisorba officinalis). Занимает повышенные участки поймы. Почва дерновая супесчаная, увлажнение среднее атмосферное и грунтовое. Травостой разделяется на 3 подъяруса, общее проективное покрытие составляет 80—90 %. В 1-м довольно густом подъярусе (высота 100—130 см) располагаются генеративные побеги злаков: cop.₁-cop.₂ — *Phalaroides arundinacea*, sp. — *Calamagrostis epigeios*; во 2-м (высота 70—90 см) — сосредоточено преимущественно разнотравье: sp.-cop.₁ — *Lythrum salicaria*, sp. — *Ptarmica vulgaris*, *Veronica longifolia*, *Lactuca sibirica*; в 3-м (высота 30—60 см) — преобладают: sp.-cop.₁ — *Thalictrum simplex*, *Sanguisorba officinalis*, sp. — *Rorippa palustris*, *Equisetum arvense*, *Rhinanthus vernalis*, *Lathyrus palustris*, *Scutellaria galericulata*. Всего видов 30, в их числе злаков — 3, бобовых — 1, разнотравья — 22, осоковых и ситников — 4. Основную роль в сложении ассоциации играют луговые (44.4 %) и лугово-лесные виды (31.0 %), в составе экоэлементов доминируют мезофиты (44.5 %). Сообщество в небольшой степени затронуто синантропизацией (20.0 % видов).

Ассоциация горецово-разнотравная (*Persicaria lapathifolia*, *P. maculata* + *Sanguisorba officinalis*, *Myosotis palustris*). Сообщества этой ассоциации встречаются в понижениях на вершинах и верхних частях склонов высоких грив. Почва аллювиальная супесчаная, увлажнение атмосферное, избыточное. Травостой высокий, густой, равномерно сомкнутый, проективное покрытие 90—95 %, разделен на 3 подъяруса. 1-й подъярус (высота 70—90 см) включает: sp.-cop.₁ — *Persicaria lapathifolia*, *P. maculata*, *Sanguisorba officinalis*, sp. — *Senecio tataricus*, *Sium latifolium*, *Lathyrus palustris*, *Lysimachia vulgaris*; 2-й (высота 30—50 см) — сложен: sp.-cop.₁ — *Equisetum pratense*, sp. — *Persicaria hydropiper*, *Gentiana pneumonanthe*; в 3-м подъярусе (высота 10—30 см) преобладают: sp.-cop.₁ — *Glechoma hederacea*, *Myosotis palustris*, *Alopecurus aequalis*. Флористический состав ассоциации довольно богат (39 видов), в их числе злаков — 5, бобовых — 2, разнотравья — 30, осок и ситников — 2. Среди ценотических групп преобладают группы луговых (50.0 %) и лугово-лесных видов (28.6 %), среди экологических — мезофиты (45.7 %). Уровень синантропизации невысок (23.1 %).

ТАБЛИЦА 1

Флористичсский состав луговых ассоциаций (высокий уровснь поймы)

Название растений	Ассоциация		
	разнотравно-тростниковидно-двукисточниковая	горецово-разнотравная	девясилово-ползучеклеверная
Злаки			
Agrostis stolonifera L*	sol.	sol.	—
Alopecurus aequalis Sobol.	—	sp.-cop.$_1$	—
A. pratensis L.	—	—	sp.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth*	sp.	—	sol.
Elytrigia repens (L.) Nevski*	—	sol.	—
Festuca pratensis Huds.	—	—	sol.
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	cop.$_1$-cop.$_2$	sol.	—
Poa palustris L.	—	sol.	—
Бобовые			
Amoria repens (L.) C. Presl*	—	sol.	cop.$_1$
Lathyrus palustris L.	sp.	sp.	sp.
Разнотравье			
Artemisia absinthium L.*	—	—	sol.
Butomus umbellatus L.	—	sp.	—
Caltha palustris L.	—	sol.	—
Comarum palustre L.	—	sp.	—
Epilobium palustre L.	—	sp.-cop.$_1$	—
Equisetum arvense L.	sp.	—	—
E. pratense Ehrh.	sol.	sp.-cop.$_1$	—
Galium boreale L.	—	sol.	—
Gentiana pneumonanthe L.	sol.	sp.	—
Geum urbanum L.*	—	sol.	—
Glechoma hederacea L.*	—	sp.-cop.$_1$	—
Hieracium umbellatum L.*	sol.	—	sol.
Inula britannica L.*	sol.	sp.	sp.
Lactuca sibirica (L.) Maxim.	sp.	—	—
Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt.	—	—	sol.-sp.
Lysimachia vulgaris L.	—	sp.	—
Lythrum salicaria L.	sp.-cop.$_1$	sp.	—
Mentha arvensis L.	sol.	—	sol.
Myosotis palustris (L.) L.	sol.	sp.-cop.$_1$	—
M. sparsiflora Pohl*	sp.	—	—
Persicaria hydropiper (L.) Spach*	—	sp.	—
P. lapathifolia (L.) S. F. Gray	—	sp.-cop.$_1$	—
P. maculata (Rafin.) A.& D. Lovc	—	sp.-cop.$_1$	—
Plantago major L.*	—	sol.	sp.
Potentilla anserina L.*	sol.	sp.	sol.-sp.
Ptarmica vulgaris Hill	sp.	—	sol.
Ranunculus lingua L.	—	sol.	—
R. repens L.	sol.	sp.	sol.
Rhinanthus vernalis (N. Zing.) Schischk. & Serg.	sp.	sp.	—
Rorippa palustris (L.) Bess.	sp.	sol.	—
Rumex thyrsiflorus Fingcrh.	—	sol.	—

Название растений	Ассоциация		
	разнотравно-тростниковидно-двукисточниковая	горецово-разнотравная	девясилово-ползучеклеверная
Sanguisorba officinalis L.	sp.-cop.1	sp.-cop.1	sol.
Scutellaria galericulata L.	sp.	sol.	—
Senecio tataricus Less.	—	sp.	—
Sium latifolium L.	—	sp.	—
Stachys palustris L.	sol.	sol.	—
Stellaria longifolia Muehl. ex Willd.	sp.	—	sol.
Thalictrum simplex L.	sp.-cop.1	sol.	—
Tripleurospermum perforatum (Merat) M. Lainz*	—	—	sp.
Veronica longifolia L.	sp.	sol.	—
Viola canina L.	sol.	—	—
Осоковые и ситниковые			
Carex acuta L.	—	sp.	—
C. rostrata Stokes	sol.	—	—
Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.	sol.	—	—
Juncus arcticus Willd.	sol.	—	—
J. filiformis L.	sp.	sol.	sol.
Всего видов	30	39	18
В том числе синантропных	6	9	8

Примечание к табл. 1—3. * — синантропные виды.

Ассоциация девясилово-ползучеклеверная (*Amoria repens* + *Inula britannica*). Располагается в верхних частях пологих склонов. Почва дерновая супесчаная, увлажнение атмосферное и грунтовое. Растительность луга подвергается загрязнению нефтепродуктами. Большая часть поверхности почвы обнажена. Проективное покрытие почвы растениями не превышает 30—50 %. Травостой низкорослый (высота 5—20 см), разреженный; ярусность не выражена. У многих растений листья с ожогами, мелкие, скручены. Преобладающие виды: cop.$_1$ — *Amoria repens*, sp. — *Inula britannica*, *Plantago major*, *Alopecurus pratensis*, *Tripleurospermum perforatum*, sol.-sp. — *Lepidotheca suaveolens*, *Potentilla anserina*. Флористический состав довольно беден — 18 видов, в их числе злаков — 3, бобовых — 2, разнотравья — 12, ситников — 1. В ценотическом спектре преобладают лугово-лесные виды (68.4 %), среди экологических групп доминируют мезофиты (63.1 %). Уровень синантропизации средний — 44.4 %.

Ассоциации среднего уровня поймы (табл. 2), затапливаемые обычно каждый год на 70—75 дней.

Ассоциация частецово-болотницево-полевицевая (*Agrostis stolonifera* + *Eleocharis acicularis* + *Stachys palustris*). Занимает пологие склоны. Почва дерновая суглинистая, увлажнение атмосферное и грунтовое. Травостой высокий, густой (проективное покрытие почвы растениями 90—95 %), расчленен на 3 подъяруса. 1-й подъярус (высота 120—160 см) сильно разрежен, составлен генеративными побегами двукисточника: sp. — *Phalaroides arundinacea*; 2-й подъярус (50—70 см) образуют: cop.$_1$ — *Stachys palustris*, *Eleocharis acicularis*, sp. — *Calamagrostis phragmitoides*, *Alopecurus aequalis*; 3-й подъярус (20—40 см) сложен: cop.$_1$ — *Agrostis stolonifera*, sp. — *Equisetum arvense*, *Myosotis palustris*, *Rumex confertus*, *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus repens*. Флористический состав сообщества включает 28 видов,

ТАБЛИЦА 2

Флористический состав луговых ассоциаций (средний уровень поймы)

Название растений	Ассоциация		
	чистецово-болотницево-полевицевая	дербенниково-вздутоосоковая	злаково-остроосоковая
Злаки			
Agrostis stolonifera L.*	cop.$_1$	—	sp.
Alopecurus aequalis Sobol.	sp.	sol.	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth*	—	sol.	—
C. phragmitoides C. Hartm.	sp.	—	—
Elytrigia repens (L.) Nevski*	—	—	sp.
Festuca pratensis Huds.	—	—	sp.
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	sp.	—	—
Poa palustris L.	—	sp.	sp.
Бобовые			
Lathyrus palustris L.	sol.	sp.	—
Разнотравье			
Alisma plantago-aquatica L.	—	sp.	—
Anemonidium dichotomum (L.) Holub	sp.	—	—
Callitriche hermaphroditica L.	—	—	sol.
Caltha palustris L.	—	sol.	—
Comarum palustre L.	—	—	sol.
Epilobium palustre L.	—	sp.	—
Equisetum arvense L.	sp.	—	—
E. palustre L.	—	sol.	—
Erysimum cheiranthoides L.*	sp.	—	sol.
Galium boreale L.	sol.	sol.	sp.
G. palustre L.	—	sp.	—
Gentiana pneumonanthe L.	sol.	sp.	sp.
Geum urbanum L.*	—	sp.	—
Hieracium umbellatum L.*	—	—	sol.
Inula britannica L.*	sol.	—	—
I. salicina L.	sp.	—	—
Lactuca sibirica (L.) Maxim.	—	—	sol.
Lythrum salicaria L.	sol.	sp.	—
Mentha arvensis L.	sol.-sp.	—	sp.
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	sp.	—	—
Myosotis palustris (L.) L.	sp.	—	—
Persicaria maculata (Rafin.) A.& D. Love	—	sp.	—
Plantago major L.*	sp.	—	sol.
Potentilla anserina L.*	—	—	sol.
Ptarmica vulgaris Hill	sol.	—	sp.
Ranunculus lingua L.	—	sol.	—
R. repens L.	sp.	—	—
R. reptans L.	—	sp.	sol.
Rorippa amphibia (L.) Bess.	—	sp.	—
R. palustris (L.) Bess.	—	sp.	—
Rumex confertus Willd.*	sp.	—	sol.
R. thyrsiflorus Fingerh.	—	sol.	—

Название растений	Ассоциация		
	чистецово-болотницево-полевицевая	дербенниково-вздутоосоковая	злаково-остроосоковая
Sanguisorba officinalis L.	sol.	—	sol.
Sium latifolium L.	—	sol.	—
Sparganium emersum Rehm.	—	sp.	—
Spergula arvensis L.	—	sp.	—
Stachys palustris L.	cop.$_1$	—	—
Thalictrum flavum L.	—	—	sol.
T. simplex L.	sol.	—	—
Veronica longifolia L.	sol.	—	—
Осоковые и ситниковые			
Carex acuta L.	—	—	cop.$_2$
C. rostrata Stokes	—	sp.-cop.$_1$	—
Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	cop.$_1$	—	—
Juncus arcticus Willd.	sol.	—	—
J. bufonius L.	—	sp.	—
J. filiformis L.	sol.	sol.	—
Lusula multiflora (Ehrh.) Lej.*	sol.-sp.	—	—
Всего видов	28	25	20
В том числе синантропных	6	2	7

в их числе злаков — 4, бобовых — 1, разнотравья — 19, осоковых и ситниковых — 4. По ценотической принадлежности доминируют луговые виды (46.7 %), а соотношение экологических групп таково: преобладают мезофиты (34.9 %) и гигромезофиты (30.0 %), заметно меньше мезогигрофитов (22.1 %). Синантропизация сообщества невелика (уровень 21.4 %).

Ассоциация дербенниково-вздутоосоковая (*Carex rostrata* + *Lythrum salicaria*). Широко распространена в пониженных местах среднего уровня поймы. Почва дерново-глеевая, дренаж слабый, увлажнение избыточное. В травостое, имеющем проективное покрытие почвы растениями 80—85 %, хорошо выражены 3 подъяруса. В 1-м подъярусе (высота около 80 см) преобладают: sp. — *Rorippa amphibia*, *Poa palustris*, *Persicaria maculata*; во 2-м (высота 50—70 см) — наиболее обильны: sp.-cop.$_1$ — *Carex rostrata*, sp. — *Lythrum salicaria*, *Gentiana pneumonanthe*, *Rorippa palustris*, *Geum urbanum*, *Galium palustre*; в 3-м (высота 10—20 см) — sp. — *Sparganium emersum*, *Juncus bufonius*, *Epilobium palustre*, *Spergula arvensis*, *Ranunculus reptans*. Всего насчитывается 25 видов, в их числе злаков — 3, бобовых — 1, разнотравья — 18, осок и ситников — 3. По ценотической принадлежности — большинство лугово-болотных видов (48.0 %), несколько меньше луговых (35.0 %), среди экологических групп преобладают гигромезофиты (56.0 %) и мезогигрофиты (28.0 %). Это сообщество мало затронуто синантропизацией (уровень 8.0 %).

Ассоциация злаково-остроосоковая (*Carex acuta* + *Poa palustris*, *Agrostis stolonifera*). Встречается небольшими участками в понижениях среднего уровня поймы. Почва дерновая легкосуглинистая, увлажнение атмосферное и грунтовое. Травостой довольно густой (проективное покрытие 80 %), подразделяющийся на 2 подъяруса. В 1-м (высота 50—70 см) — преобладают: cop.$_2$ — *Carex acuta*, sp. — *Poa palustris*, *Ptarmica vulgaris*; во 2-м подъярусе (высота 20—40 см) наиболее обильны: sp. — *Agrostis stolonifera*, *Elytrigia repens*, *Mentha arvensis*, *Festuca pratensis*, *Galium boreale*. Флористический состав насчитывает 20 видов, в их числе

ТАБЛИЦА 3

Флористический состав луговых ассоциаций (низкий уровень поймы)

Название растений	Ассоциация		
	разнотравно-остроосоковая	водно-осоковая	хвощево-водноосоковая
Злаки			
Calamagrostis phragmitoides C. Hartm.	sol.-sp.	sol.	—
Разнотравье			
Butomus umbellatus L.	—	—	sol.
Callitriche hermaphroditica L.	sol.	—	—
Caltha palustris L.	sol.	—	—
Comarum palustre L.	—	sp.	—
Equisetum palustre L.	sp.	sol.	sp.-cop.$_1$
Galium palustre L.	sol.	—	—
Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray	sol.	—	—
Ranunculus gmelinii DC.	—	sol.	sol.
R. lingua L.	sol.	—	—
R. reptans L.	—	—	sol.
Rorippa amphibia (L.) Bess.	sp.	—	—
Sium latifolium L.	sol.	—	—
Осоки и ситниковые			
Carex acuta L.	cop.$_1$	sp.	—
C. aguatilis Wahlenb.	sp.	cop.$_2$	cop.$_1$-cop.$_2$
Juncus filiformis L.	—	sol.	—
Мхи			
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	sol.	sol.	—
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	sol.	sol.	—
Всего видов	13	9	5

злаков — 4, разнотравья — 15, осок — 1. Среди ценотических групп преобладает группа луговых видов (55.0 %), среди экологических групп — мезофиты (45.0 %). Синантропные виды (*Potentilla anserina*, *Agrostis stolonifera*, *Elytrigia repens*, *Erysimum cheiranthoides*, *Geum urbanum*) составляют 35.0 %.

Ассоциации низкого уровня поймы (табл. 3), затапливаемые ежегодно на длительное время (80—100 дней).

Ассоциация разнотравно-остроосоковая (*Carex acuta* + *Equisetum palustre*, *Rorippa amphibia*). Занимает нижние участки в профиле поймы. Почва аллювиальная иловато-глеевая, увлажнение избыточное, проточное. Травостой густой с расчленением на 2 подъяруса, общее проективное покрытие 80—90 %. 1-й подъярус высотой около 1 м сформирован генеративными побегами и листьями осоки острой: cop.$_1$ — *Carex acuta*; 2-й подъярус (высота 30—60 см) образован основаниями стеблей осок и разнотравьем: sp. — *Equisetum palustre*, *Rorippa amphibia*, sol. — *Sium latifolium*, *Callitriche hermaphroditica*, *Persicaria amphibia*, *Galium palustre*. Мхи (*Pohlia nutans*, *Campylium chrysophyllum*) встречаются в виде редких пятен. Всего видов растений 13, в их числе злаков — 1, разнотравья — 8, осок — 2, мхов — 2. Среди ценотических групп первенство за лугово-болотными видами — 66.6 %, велика роль луговых видов — 30.8 %, среди экологических групп более всего мезогигрофитов — 55.5 %. Ассоциация не затронута синантропизацией.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение таксономических групп растений во флоре пойменных лугов

Семейство	Род		Вид	
	А	Б	А	Б
Alismataceae Vent.	1	1.7	1	1.3
Amblystegiaceae G. Roth	1	1.7	1	1.3
Apiaceae Lindl.	1	1.7	1	1.3
Asteraceae Dumort.	8	13.6	9	11.4
Boraginaceae Juss.	1	1.7	2	2.5
Brassicaceae Burnett	2	3.5	3	3.8
Bryaceae Schwaegr. in Willd.	1	1.7	1	1.3
Butomaceae Rich.	1	1.7	1	1.3
Callitrichaceae Link	1	1.7	1	1.3
Caryophyllaceae Juss.	3	5.2	3	3.8
Cyperaceae Juss.	2	3.5	5	6.3
Equisetaceae Rich. ex DC.	1	1.7	3	3.8
Fabaceae Lindl.	2	3.5	2	2.5
Gentianaceae Juss.	1	1.7	1	1.3
Juncaceae Juss.	2	3.5	4	5.0
Lamiaceae Lindl.	4	7.0	4	5.0
Lythraceae J. St.-Hil.	1	1.7	1	1.3
Onagraceae Juss.	1	1.7	1	1.3
Plantaginaceae Juss.	1	1.7	1	1.3
Poaceae Barnhart	7	12.0	9	11.4
Polygonaceae Juss.	2	3.5	6	7.5
Primulaceae Vent.	1	1.7	1	1.3
Ranunculaceae Juss.	4	7.0	8	10.1
Rosaceae Juss.	4	7.0	4	5.0
Rubiaceae Juss.	1	1.7	2	2.5
Scrophulariaceae Juss.	2	3.5	2	2.5
Sparganiaceae Rudolphi	1	1.7	1	1.3
Violaceae Batsch	1	1.7	1	1.3
Всего	58	100	79	100

Примечание. А — абсолютное число, Б — доля от общего числа, %.

Водноосоковая ассоциация (*Carex aquatilis*). Занимает ежегодно затапливаемые выровненные участки прирусловой зоны. Почва аллювиальная иловатая торфянисто-глеевая, увлажнение проточное, избыточное. Общее проективное покрытие почвы растениями неравномерное (от 50 до 80 %). Основу травостоя составляют осоки: $cop._2$ — *Carex aquatilis*, sp. — *C. acuta*, формирующие 1-й подъярус высотой до 1 м; во 2-м подъярусе наиболее обильны: sp. — *Comarum palustre*, sol. — *Juncus filiformis*, *Equisetum palustre*, *Ranunculus gmelinii*. Проективное покрытие мхов (*Campylium chrysophyllum*) составляет 5 %. Флористический состав ассоциации беден, включает 9 видов растений, в их числе злаков — 1, разнотравья — 3, осок и ситников — 3, мхов — 2. По ценотической принадлежности больше всего лугово-болотных видов — 38.4 %, среди экологических групп доминируют мезогигрофиты — 46.2 %. Синантропные виды в сообществе отсутствуют.

Ассоциация хвощево-водноосоковая (*Carex aquatilis* + *Equisetum palustre*). Занимает участки низкого уровня поймы непосредственно у русла реки. Почва аллювиально-примитивная глеевая, увлажнение избыточное, проточное. Общее проективное покрытие почвы растениями неравномерное (от 20 до 70 %), встречаются участки, лишенные растительности, покрытие черно-бурой пленкой разлагающихся

нефтепродуктов. Травостой упрощенной структуры без разделения на подъярусы. Преобладающие виды: $сор._1$-$сор._2$ — *Carex aquatilis*, sp.-$сор._1$ — *Equisetum palustre*. Флористический состав очень беден — всего 5 видов, в их числе: разнотравья — 4, осок — 1. Это лугово-болотные виды, из которых мезогигрофитов — 60 %, гигрофитов — 40 %. Синантропных видов в составе сообщества нет.

Результаты и обсуждение

Флористический состав изученных лугов включает 79 видов растений, объединенных в 58 родов и 28 семейств (табл. 4). По числу видов наиболее представлены семейства *Asteraceae*, *Poaceae* (по 11.4 %), *Ranunculaceae* (10.1 %) и *Polygonaceae* (7.5 %). На долю перечисленных семейств приходится около половины всех отмеченных видов (40.4 %). Большинство семейств представлено 1 видом. По числу родов наиболее представлены семейства *Asteraceae* (13.6 %), *Poaceae* (12.0 %), а также *Lamiaceae*, *Ranunculaceae* и *Rosaceae* (по 7.0 %). По ритму развития преобладают летне-зеленые виды (79.8 %), по длительности жизни — многолетники (91.2 %).

Степень участия тех или иных ценотических групп во флоре лугов определяют продолжительность и частота затопления поймы паводковыми водами. В ассоциациях высокого уровня поймы преобладают луговые и лугово-лесные виды (рис. 1), участие лесных и лугово-болотных незначительно. В сообществах среднего уровня поймы основу травостоя составляют луговые виды, доля лесных и лугово-лесных сокращается при одновременном возрастании лугово-болотных видов. В ассоциациях низкого уровня поймы происходит дальнейшая замена ксероморфных элементов флоры гигроморфными, при этом ведущую роль в формировании травостоя приобретают лугово-болотные виды, луговые — малочисленны, а группу лугово-лесных представляет только 1 вид.

Анализ распределения экологических групп в профиле поймы также показывает гигрофитизацию луговой растительности при движении от высокого уровня поймы к низкому (рис. 2). Ксеромезофиты и мезофиты встречаются лишь на высоком и среднем уровнях поймы, преобладая в травостое лугов высокого уровня при незна-

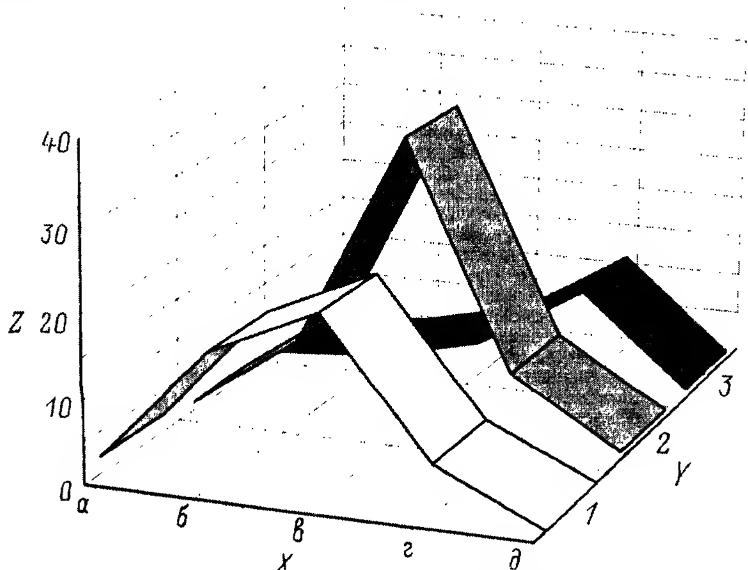


Рис. 1. Соотношение ценотических групп растений во флоре лугов.

По оси Z — число видов, шт. По оси X — группы видов: *а* — лесные, *б* — лугово-лесные, *в* — луговые, *г* — лугово-болотные, *д* — болотные. По оси Y — уровни поймы: *1* — высокий, *2* — средний, *3* — низкий.

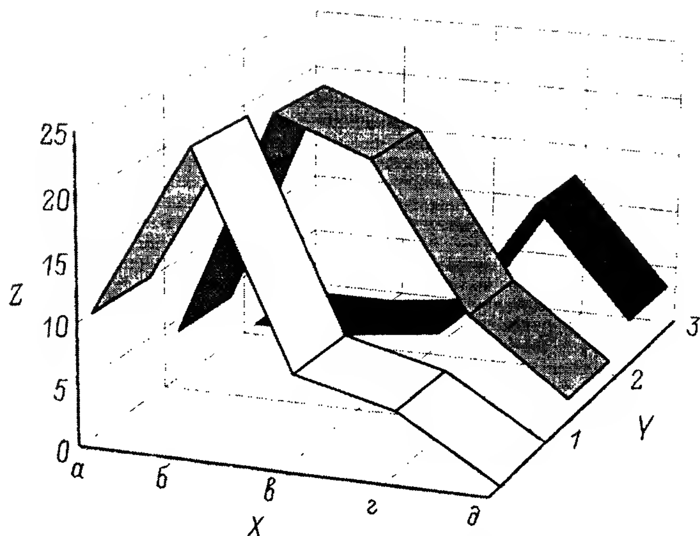


Рис. 2. Соотношение экологических групп растений во флоре лугов.

По оси Z — число видов, шт. По оси X — группы видов: *а* — ксеромезофиты, *б* — мезофиты, *в* — гигромезофиты, *г* — мезогигрофиты, *д* — гигрофиты. По оси Y — уровни поймы: *1* — высокий, *2* — средний, *3* — низкий.

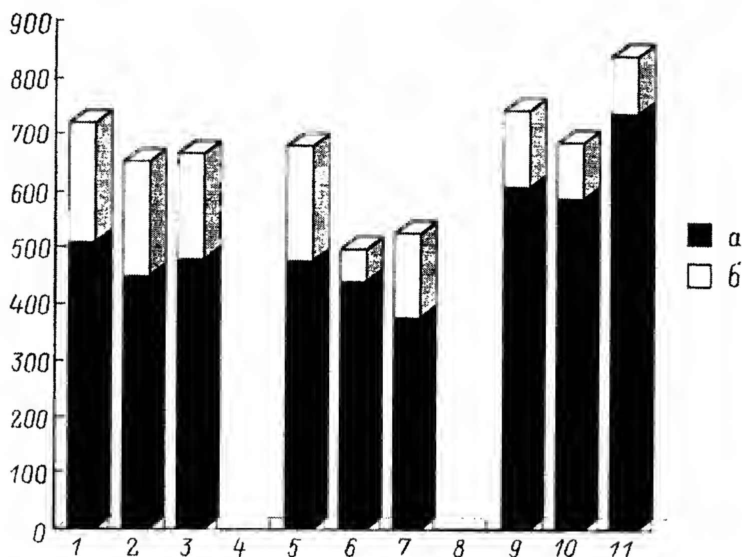


Рис. 3. Запасы надземной фитомассы пойменных лугов (среднее за 3 года): *а* — биомасса, *б* — мортмасса.

По оси ординат — фитомасса, г/м^2. По оси абсцисс — ассоциации: *1* — разнотравно-тростниковидноовукисточниковая, *2* — горецово-разнотравная, *3* — девясилово-ползучеклеверная (высокий уровень поймы); *4* — чисеново-болотницево-полевицевая, *5* — дербенниково-вздутоосоковая, *6* — злаково-остроосоковая (средний уровень поймы), *7* — разнотравно-остроосоковая, *8* — водноосоковая, *9* — хвощево-водноосоковая (низкий уровень поймы).

чительном участии других экологических групп. В ассоциациях среднего уровня основу травостоя наряду с мезофитами слагают гигромезофиты, доля остальных групп невелика. Здесь впервые появляются гигрофиты, которые вместе с мезогигрофитами господствуют в сообществах низкого уровня поймы.

Оценка флоры изученных сообществ по уровню синантропизации показывает ослабление интенсивности деградации лугов при движении от высокого уровня поймы

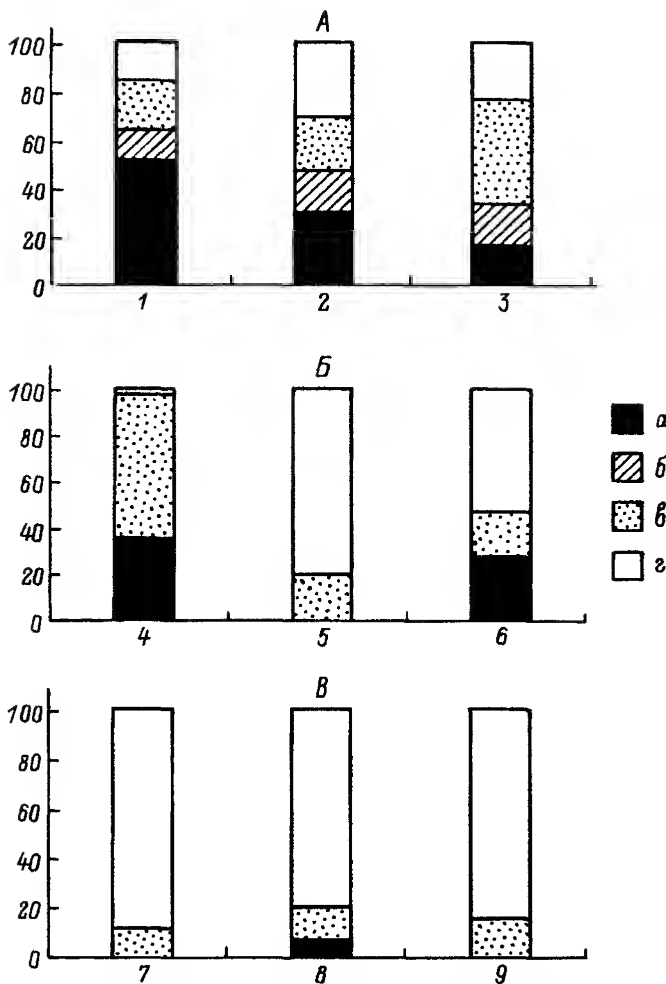


Рис. 4. Структура надземной биомассы пойменных лугов.

Уровни поймы: *А* — высокий, *Б* — средний, *В* — низкий. Агроботанические группы: *а* — злаки, *б* — бобовые, *в* — разнотравье, *г* — осоковые и ситниковые. По оси ординат — биомасса, %. По оси абсцисс — ассоциации: *1—9* (см. обозначения рис. 3).

к низкому уровню. На высокой пойме луга более всего подвергаются антропогенному воздействию. В их числе есть сообщества довольно продвинутой 2-й стадии деградации, доля синантропных видов колеблется от 20.0 до 44.4 % всего флористического состава. Для среднего уровня поймы характерны менее нарушенные сообщества, уровень синантропизации от 8.0 до 35.0 %. Пойменные луга низкого уровня — это сохранившиеся исходные сообщества.

В зависимости от положения в мезорельефе и вертикальном профиле поймы изученные сообщества накапливают разное количество органического вещества (рис. 3). Самый высокий запас надземной фитомассы (биомасса и мортмасса) отмечен в ассоциациях, занимающих прирусловую зону (от 683 до 838 г/м²); причем мортмасса (ветошь и подстилка) составляет всего от 12 до 18 % от общей величины. Несколько ниже запас фитомассы в луговых сообществах высокого уровня поймы (от 543 до 717 г/м²). Однако соотношение живого и мертвого компонентов здесь иное: на долю мортмассы приходится треть общего запаса (от 29 до 31 %). Накопление большого количества отмерших растительных остатков связано с низкой активностью деструкторов в условиях относительно слабого увлажнения и, следовательно, с медленным

разложением ветоши и подстилки. В ассоциациях среднего уровня продуктивность значительно ниже (от 422 до 678 г/м²), пропорция между био- и мортмассой четко коррелирует с характером положения луговых сообществ в мезорельефе поймы, при этом доля мортмассы колеблется от 11 до 35 %.

Усложнение структуры фитомассы (особенно в ее живой части) наблюдается при движении от лугов прирусловой зоны к сообществам высокого уровня (рис. 4). Биомасса сообществ низкого уровня слагается преимущественно 1 агроботанической группой, на долю которой приходится в разных ассоциациях от 85 до 90 % живой растительной массы. Биомасса лугов среднего уровня имеет более сложную структуру и содержит в своем составе растения 2—3 агроботанических групп, причем основу травостоя составляют обычно 2 группы. Для пойменных лугов высокого уровня характерна самая сложная структура биомассы. Она включает все агроботанические группы растений, каждая из которых играет заметную роль в формировании травостоя.

Заключение

Нарастание антропогенного воздействия влечет за собой существенную трансформацию легкоуязвимой пойменной луговой растительности. При этом наблюдается обеднение видового состава сообществ, а при ослаблении фактора поемности — внедрение синантропных видов, что создает реальную угрозу потери фитоценотического и видового разнообразия. Поэтому особый режим использования с организацией экологического мониторинга является необходимым условием восстановления естественной структуры и потенциальной продуктивности пойменных луговых сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. Пойменные луга реки Анадырь и перспективы их освоения // Тр. НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10. С. 373—387.

Барышников М. И. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования / Пойменные луга Крайнего Севера, приемы их использования и изучения. Норильск, 1961. С. 115—158.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969 . 232 с.

Гафуров Ф. Г., Скулкин И. М. Экотопическая характеристика луговых сообществ низовьев Оби // Экология. 1987. № 3. С. 73—75.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синантропных видов // Экология. 1983. № 5. С. 3—10.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Пойменные луга Крайнего Севера, приемы их использования и улучшения. Норильск, 1961. С. 159—250.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР. Arctoa. 1992. Т. 1(1-2). С. 1—85.

Макаревич В. Н. Динамика растительной массы с учетом ее структурного состава // Продуктивность луговых сообществ. Л., 1978. С. 169—194.

Помоконов Л. И. Пойменные луга Сибири // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. М., 1978. С. 79—93.

Понятовская В. Н. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.

Савкина З. П. Пойменные луга северных рек, особенности их освоения, использования и улучшения // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 40—45.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л., 1977. 191 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН
Екатеринбург

Получено 13 I 1999

SUMMARY

The increasing anthropogenic press entails essential transformation of flood plain easy piqued meadows. An impoverishing of species composition in the communities occurs herewith. With the weakening of the flooding factor the strangers introducing takes place. That creates a real threat of the species variety loss. Destruction of meadows, which are not only good pastures and hayfields, but also an important component of the biological sphere, leads to serious breaks in the ecological balance. A particular mode of the usage and measures leading to recovery of natural structure and potential production of the flood plain meadows are necessary.

УДК 582 : 930.255(571.64) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© А. А. Смирнов

САХАЛИНСКИЙ НАУЧНЫЙ ГЕРБАРИЙ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

A. A. SMIRNOV. SAKHALIN SCIENTIFIC HERBARIUM OF VASCULAR PLANTS

Сахалинский научный гербарий сосудистых растений (Южно-Сахалинск) основан в 1946—1949 гг. В коллекции хранятся 19 947 гербарных листов, относящихся к 1360 видам высших сосудистых растений Сахалина и Курильских о-вов.

Ключевые слова: гербарий, сосудистые растения, Сахалин.

Сахалинский научный гербарий сосудистых растений хранится в Лаборатории островных экологических проблем Института морской геологии и геофизики (ИМГиГ) ДВО РАН (ранее Сахалинский комплексный научно-исследовательский институт (СахКНИИ) ДВНЦ АН СССР)) (Южно-Сахалинск). Гербарий был собран сотрудниками биологических подразделений института за более чем 50-летний период работы на Сахалине и Курильских о-вах. Коллекция размещена по системе А. Энглера и разложена в отдельные папки на основе общего географического районирования: раздельно представлены Сахалин (включая о-в Монерон) и Курильские о-ва. Весь фондовый материал смонтирован на стандартных (42 × 28 см) листах полукартона и хранится в деревянных шкафах в отдельной комнате.

Научный гербарий сосудистых растений ИМГиГ был основан в начальный период организационной стадии становления академической науки на Сахалине после создания Сахалинской научно-исследовательской базы АН СССР на 1946—1949 гг. (Ильев, Кочергин, 1996).

В основу гербария положены материалы А. И. Курносова, собранные в середине 1930-х гг., и сборы японских коллекторов. После реорганизации Сахалинской базы АН СССР в 1949 г. в Сахалинский филиал АН СССР, а в 1955 г. — в Сахалинский комплексный научно-исследовательский институт (СахКНИИ) начался новый качественный этап формирования гербария. Большие коллекции в этот период были собраны Н. Е. Тихомировым (Охинский биологический стационар) и особенно А. И. Толмачевым. Позже, в период 1960—1980 гг., основные работы по пополнению гербарной коллекции и расширению географии представленных видов провели Е. И. Егорова, А. М. Черняева и Л. М. Алексеева. В последующие годы в связи с изменением тематики исследований лаборатории сборы и пополнение гербария были незначительными. Типовых экземпляров в коллекции нет. Курировали обработку гербарных материалов и пополнение коллекции в разные годы в основном руководители структурных подразделений отдела или лаборатории.

В 1998 и 1999 гг. была проведена инвентаризация гербария, которая показала, что в коллекции хранятся 19 947 листов гербария, относящихся к 1360 видам высших сосудистых растений Сахалина и Курильских о-вов, включая 1411 листов гербария (499 видов), собранных японскими коллекторами.

В гербарии хранятся листы с определениями таких выдающихся ботаников, как Н. К. Кабанов, М. Г. Попов, В. Д. Лопатин, А. И. Толмачев. Уточнение и определение

видовых названий растений в разные годы проводили Д. П. Воробьев, С. С. Харкевич, А. К. Скворцов, Н. С. Пробатова и др. Большая работа по определению видов и систематизации гербарной коллекции в целом была проделана В. Н. Ворошиловым в период его командировок, связанных с работой по изучению флоры Дальнего Востока.

По островам Сахалинской обл. в гербарии представлено следующее число видов сосудистых растений: Сахалин — 1073 вида, Кунашир — 669, Итуруп — 440, Уруп — 292, Шикотан — 276, Монерон — 225, Парамушир — 151, Онекотан — 114, Шиашкотан — 108, Симушир — 93, Шумшу — 91, Юрий — 76, Зеленый — 72, Кетой — 64, Танфильева — 38, Ушишир — 34, Атласова — 27, Анучина — 23, Полонского — 21, Расшуа — 18, Матуа — 3 вида.

Часть коллекции была передана на хранение в ведущие институты страны, например в Биолого-почвенный институт в г. Владивостоке (Харкевич, 1982; Каталог..., 1983; Харкевич, 1988, 1992).

На основе проведенной инвентаризации гербария был опубликован «Каталог научного гербария ИМГиГ ДВО РАН» (1999). Все справочные материалы в каталоге даются по единой схеме. Для каждого вида приводится отдельная таблица, в которой указываются номер рода по гербарию, латинское и русское названия вида, число хранящихся гербарных листов, местонахождение (административный район, географическая привязка, экологическая приуроченность), даты сбора и фамилии коллекторов или авторов определения.

В каталоге перечислены все представленные местонахождения каждого конкретного вида, за исключением дублирующих сборов, проведенных в одном месте в разные годы. В этих случаях даются данные только самого первого сбора. По островам Курильской гряды и о-ву Монерон также приводятся только первые сборы.

Русские названия видов даются в каталоге в основном по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974) с учетом более поздних изменений и дополнений (Ворошилов, 1982).

Следует отметить, что сахалинский гербарий не был включен в список обязательных для изучения гербариев при составлении сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Харкевич, 1985). Поэтому значительный объем информации по распространению сосудистых растений на Сахалине и Курильских о-вах, имеющейся в гербарии, не попал в это издание.

На основе материалов сахалинского гербария был подготовлен «Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов» (под редакцией А. И. Толмачева, 1974) и опубликован ряд флористических работ: «Флора острова Монерон» (1976), «Флора острова Кунашир» (Алексеева, 1983), «Флора острова Шикотан» (Алексеева и др., 1983).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М., Туезова Н. Д., Черняева А. М. Флора острова Шикотан (Аннотированный список). Новоалександровск, 1983. 74 с.

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир (сосудистые растения). Владивосток, 1983. 132 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ильев А. Я., Кочергин Е. В. Институту морской геологии и геофизики ДВО РАН 50 лет: Основные направления работ ИМГиГ ДВО РАН с момента организации Сахалинской базы АН СССР. Южно-Сахалинск, 1996. 19 с.

Каталог коллекций млекопитающих СахКНИИ / Сост. В. Г. Воронов, Г. А. Воронов, Э. В. Верба, Т. И. Неверова. Южно-Сахалинск, 1983. 21 с.

Каталог научного гербария ИМГиГ ДВО РАН / Сост. А. А. Смирнов. Южно-Сахалинск, 1999. 207 с.

Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 371 с.

Флора острова Монерон (Аннотированный список) / Сост. А. М. Черняева, Т. И. Нечаева, Л. М. Алексеева. Новоалександровск, 1976. 43 с.

Харкевич С. С. Дальневосточный региональный гербарий сосудистых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1706—1711.

Харкевич С. С. Общая часть // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 7—36.

Харкевич С. С. 70-летие Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Комаровские чтения. Владивосток, 1988. Вып. 35. С. 3—10.

Харкевич С. С. Новый этап в развитии Дальневосточного регионального гербария сосудистых растений // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 83—91.

Институт морской геологии
и геофизики ДВО РАН
Южно-Сахалинск

Получено 12 I 2000

SUMMARY

Sakhalin scientific herbarium of vascular plants was founded during the initial period of the academic science organizing in Sakhalin (1946—1949). It has been collected by research workers of the biological subdivisions of IMGIG Far East Branch of RAS (earlier SakhKNII DVNC AS USSR) for more than 50 year. The herbarium inventory showed 19 947 herbarial sheets referred to 1360 species of higher vascular plants of Sakhalin and Kurile Islands are kept in the collection. «The Catalogue of Scientific Herbarium of Vascular Plants of IMGIG FEB RAS» was published in 1999.

УДК 576.312.35/37:582.475.2:634.0165.4

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© Е. Н. Муратова, О. С. Владимирова

ДОБАВОЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ У *PICEA GLEHNII* (*PINACEAE*)

E. N. MURATOVA, O. S. VLADIMIROVA. B-CHROMOSOMES IN *PICEA GLEHNII* (*PINACEAE*)

Представлены результаты кариологического исследования *Picea glehnii*. У данного вида из Японии, кроме цитотипов с типичным числом хромосом (2n = 24), обнаружены цитотипы, имеющие от 1 до 5 добавочных хромосом (2n = 24 + 1 – 5B). Добавочные хромосомы имеют различные размеры и морфологию. Среди них имеются новые, неописанные ранее для хвойных типы добавочных хромосом.

Ключевые слова: кариотип, число хромосом, добавочная хромосома.

Среди голосеменных растений добавочные, или В-хромосомы, наиболее широко распространены у представителей рода *Picea*. Изучение В-хромосом у хвойных началось с 70-х годов, когда они были найдены почти одновременно у ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.) в России и ели ситхинской (*P. sitchensis* (Bong.) Carr.) в Северной Америке (Круклис, 1971; Moir, Fox, 1972). К настоящему времени добавочные хромосомы найдены уже у 14 видов и 1-го межвидового гибрида ели (Круклис, 1971; Moir, Fox, 1972; Teoh, Rees, 1977; Правдин и др., 1978; Шершукова, 1978; Kean et al., 1982; Liu, Li, 1985; Lai et al., 1986; Медведева, Муратова, 1987; Hizume et al., 1988, 1989, 1991; Брока, 1990; Гамаева, 1992; Shi, Wang, 1994; Муратова, Фролов, 1995; Муратова, 1996; Фарукшина и др., 1997; Владимирова, 2000; Седельникова и др., 2000).

Недостаточно изученными в кариологическом отношении до сих пор остаются хвойные Сибири и Дальнего Востока России; совершенно не изучены виды, ареалы которых целиком находятся в Юго-Восточной Азии. Интерес к изучению видов, произрастающих в этих регионах, вызван тем, что в Восточной Азии находится предполагаемый центр образования хвойных и наблюдается их большое биологическое разнообразие (Вульф, 1932; Тахтаджян, 1956; Florin, 1963; Урусов, 1996). В данном сообщении представлены результаты кариологического изучения дальневосточного представителя рода *Picea* — ели Глена (*P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast.), у которого найдены добавочные хромосомы различных морфологических типов, неизвестные ранее для хвойных.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили семена ели Глена из Невельского лесхоза Сахалинской обл. и окр. г. Саппоро о-ва Хоккайдо в Японии. Для кариологических исследований использовали меристематические ткани кончиков корней проросших семян. Изучение хромосом проводили на давленых препаратах с помощью микроскопа МБИ-6 по модифицированной методике, разработанной для кариологического анализа хвойных (Правдин и др., 1972). Кончики корней обрабатывали 1 %-м раствором колхицина в течение 5—6 ч, фиксировали смесью уксуснокислого спирта (3 : 1) и окрашивали ацетогематоксилином. Ядрышки окрашивали 50 %-ным раствором азотнокислого серебра при 37—40 °С в течение 6—7 ч (Муратова, 1995). Число ядрышек подсчитывали в 500 интерфазных ядрах.

Результаты и обсуждение

Ель Глена — *P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. — относится к серии *Glehnianae* секции *Picea* (Бобров, 1978). Данный вид распространен на Южном Сахалине и на о. Кунашир — южном острове Курильской гряды, а также на о-вах Хоккайдо и Хонсю в Японии. Кариотип этого вида ранее изучался японскими исследователями (Toyama, Kuroki, 1967; Sasaki, 1976; Hizume et al., 1988). По данным М. Хизуме с соавт. (Hizume et al., 1988), в природных популяциях и клоновых плантациях этого вида на о-ве Хоккайдо встречаются 1—2 добавочные хромосомы метацентрического типа. Флуорохром ДАПИ выявляет узкую полоску гетерохроматина в проксимальном участке одного из плеч В-хромосомы; хромомицин-A_3 никаких блоков не окрашивает (Hizume et al., 1988).

Проведенные нами исследования ели Глена с о-ва Сахалина показали, что в ее кариотипе содержится 24 хромосомы (2n = 24); добавочных хромосом здесь не наблюдалось. У ели Глена с о-ва Хоккайдо большая часть просмотренных проростков имела 24 хромосомы (2n = 24). У некоторых из них дополнительно к хромосомам основного набора обнаружено от 1 до 5 В-хромосом (2n = 24 + 1 – 5B). Проростки с разным числом В-хромосом распределились следующим образом: из 25 изученных 3 содержали одну В-хромосому и по 1 проростку по 2, 3, 4 и 5 В-хромосом. Хромосомный набор ели Глена с разным числом добавочных хромосом представлен на рис. 1.

А-хромосомы ели Глена представлены 8 парами длинных метацентриков размером 16.5—20.0 мкм (I—VIII пары), 1 парой длинных субметацентриков (IX пара — 14.5—15.5 мкм), 2 парами хромосом размером 13.0—14.0 мкм (X—XI пары), среди которых в разных пластинках есть мета- и субметацентрические хромосомы в разных сочетаниях, и 1 парой сравнительно коротких субметацентриков длиной 11.0—12.0 мкм (XII пара). В-хромосомы *P. glehnii* имеют различные размеры и морфологию: 1 мета- и 1 субметацентрическая размером 5—6 мкм, крупная метацентрическая — около 8 мкм, мелкий метацентрик (≅ 3 мкм) и совсем маленький субметацентрик — ≅ 1.5 мкм (рис. 1).

В интерфазных ядрах ели Глена содержится от 1 до 12 ядрышек; наибольшая частота приходится на ядра, содержащие 5, 6 и 7 ядрышек (среднее — 5.8 ± 1.7). В отдельных клетках наблюдались хромосомные перестройки типа кольцевых хромосом и «остаточное ядрышко», функционирующее в метафазе митоза (рис. 2).

Наибольшее для голосеменных число (6) добавочных хромосом отмечено у североамериканских видов *Picea glauca* и близкого к нему *P. albertiana* (Teoh, Rees, 1977); до 5 добавочных хромосом обнаружено у *P. sitchensis* (Moir, Fox, 1977) и теперь к североамериканским добавляется дальневосточный вид *P. glehnii*. В-хромосомы, найденные до настоящего времени у разных видов ели, имели более или менее близкие размеры (5—6 мкм), составляющие около 20—30 % от размера А-хромосом.

По морфологии добавочные хромосомы ели были разделены на 2 типа: B_1 — метацентрические и B_2 — субметацентрические (Teoh, Rees, 1977; Hizume et al.,



Рис. 1. Кариотип *Picea glehnii.*

а — без добавочной хромосомы (2n = 24); *б* — с 1 добавочной хромосомой (2n = 24 + 1B); *в* — с 3 добавочными хромосомами (2n = 24 + 3B); *г* — с 4 добавочными хромосомами (2n = 24 + 4B); *д* — с 5 добавочными хромосомами (2n = 24 + 5B). Добавочные хромосомы указаны стрелками. Окраска ацетогематоксилином. Об. 90×, ок. 10×.

1989). 1-м типом B-хромосом обладают *P. jezoensis* и *P. microsperma*; у *P. hondoensis* обнаружен только 2-й тип (Liu, Li, 1985; Hizume et al., 1989). У большинства изученных к настоящему времени видов ели (*P. obovata*, *P. engelmannii*, *P. glauca*, *P. albertiana*, *P. brachytyla*, *P. ajanensis*, *P. sitchensis*) встречаются оба типа B-хромосом (Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Fox, 1987; Hizume et al., 1989, 1991; Муратова, Фролов, 1995; Муратова, 1996; Владимирова, 2000; Седельникова и др.,

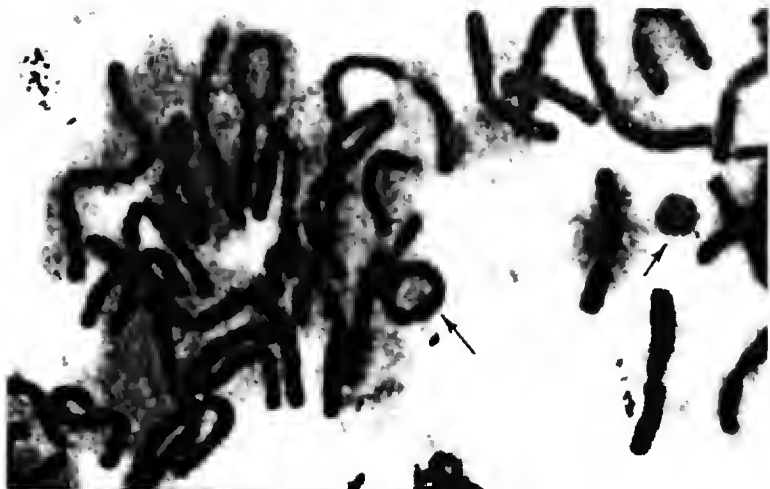


Рис. 2. Кольцевая хромосома и «остаточиое ядрышко» в соседней клетке (указаны стрелками). Окраска ацетогематоксилином. Об. 90×, ок. 10×.

2000). Предполагается, что субметацентрические В-хромосомы являются производными от более часто встречающихся метацентрических и возникли благодаря перицентрической инверсии (Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Fox, 1987).

Изучение добавочных хромосом *P. glauca* и *P. engelmannii*, в том числе и особенностей распространения 2-х типов В-хромосом в разных популяциях этих видов, показало, что тип B_2 был внесен в геном *P. glauca* в результате ее гибридизации с *P. engelmannii* (Teoh, Rees, 1977). Сходные по размерам и морфологии добавочные хромосомы были найдены у других хвойных из семейств *Pinaceae* (*Pinus sylvestris*, *Larix gmelinii*, *L. sukaczewii*), *Cupressaceae* (*Cupressus arizonica*), *Taxodiaceae* (*Cunninghamia lanceolata* , *Sequoia sempervirens*) (Hunziker, 1961; Thomas, Goggans, 1972; Буторина и др., 1979; Fang, 1986; Муратова, 1991; Фарукшина, 1997).

Кариологическое изучение ели Глена показало, что у этого вида имеется 5 типов добавочных хромосом. Мета- и субметацентрическую В-хромосомы средних размеров можно отнести к стандартным типам B_1 и B_2, а все остальные (крупная метацентрическая, мелкие мета- и субметацентрик) относятся к новым типам В-хромосом, не описанным ранее у хвойных. Дальнейшее исследование этого и других дальневосточных видов ели с использованием современных методов кариологии позволит решить многие вопросы, связанные с происхождением и ролью добавочных хромосом у голосеменных растений.

Выводы

1. Кариотип ели Глена, кроме обычных А-хромосом (2n = 24), может включать от 1 до 5 В-хромосом (2n = 24+1–5B).

2. Кроме стандартных по размерам и морфологии типов добавочных хромосом (B_1 и B_2), имеющихся у других хвойных, найдены новые, не описанные для них ранее типы В-хромосом.

Благодарности

Авторы благодарны д-ру Yojiro Matsuura из Хоккайдского исследовательского центра (Япония) за любезно предоставленные семена ели Глена.

Работа частично финансировалась за счет НТП «Приоритетные направления генетики».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.; 1978. 188 с.

Брока М. В. В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, 1990. С. 105—118.

Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977—979.

Владимирова О. С. В-хромосомы декоративных форм ели сибирской // Бот. иссл. в Сибири. Красноярск, 2000. Вып. 8.

Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. М., 1932. 356 с.

Гамаева С. В. Добавочные хромосомы в кариотипе ели аянской *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. // Использование и восстановление лесов Дальнего Востока. Уссурийск, 1992. С. 44—48.

Круклис М. В. Добавочные хромосомы у голосеменных (на примере *Picea obovata* Ldb.) // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1213—1216.

Медведева Н. С., Муратова Е. Н. Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук 1987. Вып. 1. № 6. С. 15—21.

Муратова Е. Н. Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Докл. АН СССР. 1991. Т. 318. № 6. С. 1511—1514.

Муратова Е. Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82—86.

Муратова Е. Н. Сравнительно-кариологический анализ ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. и ели аянской *P. ajanensis* Fisch. ex Carr. // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. 2-й Росс. конф., посвящен. памяти Л. М. Черепнина. Красноярск, 1996. С. 175—177.

Муратова Е. Н., Фролов В. Д. Добавочные хромосомы у ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. // Лесоведение. 1995. № 3. С. 30—36.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Правдин Л. Ф., Шершукова О. П., Абатурова Г. А. Кариологические исследования хвойных древесных пород // Научные основы селекции хвойных пород. М., 1978. С. 35—65.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Krylovia (Сиб. бот. журн.). 2000. Т. 2. № 1. С. 73—80.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. Т. 1. 488 с.

Урусов В. М. География биологического разнообразия Дальнего Востока (сосудистые растения). Владивосток, 1996. 245 с.

Фарукшина Г. Г. Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Южном Урале // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции. Материалы научных чтений, посвященных 100-летию проф. В. П. Чехова. Томск, 1997. С. 58—59.

Фарукшина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1997. № 2. С. 78—84.

Шершукова О. П. Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая / Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978. С. 82—86.

Fang Y.-X. Karyotypic analysis of *Glyptostrobus pensilis*, *Metasequoia glyptostroboides* and *Taiwania flousiana* // J. Shanghai Norm. Univ. Nat. Sci. 1986. Vol. 3. P. 48—55.

Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space // Acta horti Berg. 1963. Vol. 20. N 11. P. 122—312.

Fox D. P. The chromosomes of *Picea sitchensis* (Bong). Carr. and its relations // Proc. Royal Soc. Edinburgh. Ser. B. Biological Sciences. 1987. Vol. 93. N 1-2. P. 51—59.

Hizume M., Kishimoto K., Tominaga K., Tanaka A. Presence of B-chromosome in *Picea glehnii* (*Pinaceae*) // Kromosomo. 1988. II. N 51—52. P. 1715—1720.

Hizume M., Kishimoto K., Kubo Y., Tanaka A. Fluorescent chromosome banding in *Picea*. I. Difference in chromomycin A-band pattern between *P. jezoensis* var. *jezoensis* and *P. jezoensis* var. *hondoensis* // Kromosomo. 1989. II. N 53. P. 1736—1744.

Hizume M., Kitazawa N., Gu Z., Kondo K. Variation of fluorescent chromosome band in *Picea brachytyla* var. *complanata* collected in Yunnan, China // Kromosomo. 1991. II. N 63—64. P. 2149—2158.

Hunziker J. H. Estudos cromosomicos en *Cupressus* y *Libocedrus* (*Cupressaceae*) // Rev. Invest. agric. 1961. T. 15. N 2. P. 169—185.

Kean V. M., Fox D. P., Faulkner R. The accumulation mechanism of the supernumerary (B-) chromosome in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and the effect of this chromosome on male and female flowering // Silvae genet. 1982. Bd 31. Hf. 4. S. 126—131.

Liu Y. H., Li M. X. Karyotype analysis of 5 species of genus *Picea* // J. Wuhan Bot. Res. 1985. Vol. 3. N 3. P. 203—207.

Lai S.-L., Liu Y.-H., Liu Z.-C. Intraspecific variability of chromosome and peroxydase isoenzyme in *Picea meyeri* // Acta Bot. Sinica. 1986. Vol. 28. N 3. P. 270—275.

Moir R. B., Fox D. P. Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvai Genet. 1972. Bd 21. Hf. 5. S. 182—185.

Moir R. B., Fox D. P. Supernumerary chromosome distribution in provenances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvae Genet. 1977. Bd 26. Hf. 1. S. 26—33.

Sasaki Y. Karyotype studies on some conifers // Bull. Ooita Pref. Forest Expt. Station. 1976. N 7. 103 p.

Shi D.-X., Wang M.-X. Karyomorphological studies on six *Picea species* // Acta bot. Yunnanica. 1994. Vol. 16. N 2. P. 17—164.

Teoh S. B., Rees H. B-chromosomes in white spruce // Proc. Roy. Soc. London. B. 1977. Vol. 198. N 1133. P. 325—344.

Thomas G. A., Goggans J. F. A karyotypic study of *Cupressus* indigenous to the southwestern United States // Circ. Agric. Expt. Station. Auburn Univ. 1972. N 201. 22 p.

Toyama S., Kuroki Y. Studies on the caryotypes of forest trees. III. On the chromosomes of some species of the *Pinaceae* // Biol. Rep. 1967. N 19. P. 61—62.

Институт леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН
Красноярск

Получено 16 VIII 2000

SUMMARY

Results of karyological study of *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. are presented. Besides cytotypes with typical chromosome number (2n = 24) this species from Japan has cytotypes with one to five B-chromosomes (2n = 24 + 1 – 5B). B-chromosomes of *P. glehnii* have different size and morphology. Among them there are new types of B-chromosomes undiscribed before for conifers.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 069.51:582.291

© Т. В. Макрый, Н. С. Голубкова

НОВЫЙ ВИД РОДА *STRANGOSPORA* (*ACAROSPORACEAE, LICHENES*) ИЗ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

T. V. MAKRYI, N. S. GOLUBKOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *STRANGOSPORA* (*ACAROSPORACEAE, LICHENES*) FROM THE WESTERN TRANS-BAIKALIAN REGION

Описан новый вид лишайников *Strangospora selengensis* (*Acarosporaceae*) из Западного Забайкалья (Россия).

Ключевые слова: лишайники, новый таксон, *Strangospora*, *Acarosporaceae*.

В августе 1997 г. Т. В. Макрый был собран образец эпилитного лишайника, принадлежащего роду *Strangospora* Koerb., сем. *Acarosporaceae* Zahlbr., признаки которого не укладывались в диагнозы уже известных таксонов (Poelt, Vězda, 1977, 1981; Голубкова, 1988; Purvis et al., 1992; Santesson, 1993; Wirth, 1995; Vitikainen et al., 1997).

Собранный лишайник является кальцефилом, его местообитание связано с аридным степным районом Бурятии, где он обнаружен в долине р. Селенги близ с. Татаурово (52°10′ с. ш., 107°30′ в. д.) в скально-степном сообществе на карбонатной породе совместно с такими лишайниками, как *Sarcogyne privigna* (Ach.) A. Massal. var. *calcicola* Magn., *S. solitaria* Magn., *Aspicilia contorta* (Hoffm.) Krempelh. var. *contorta*, *Lecanora crenulata* Hooker, *L. dispersa* (Pers.) Sommerf., *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Caloplaca flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth. и др. (см. рисунок).

Приводим описание нового вида *Strangospora*.

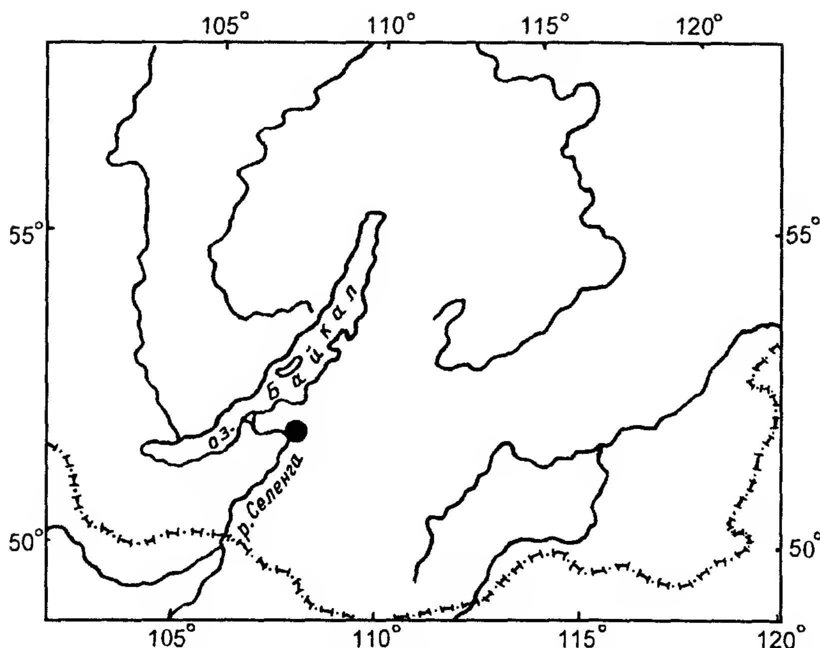
Strangospora selengensis Makryi et Golubk. sp. nov.

Thallus crustaceus, heteromerous, pallide olivaceo-griseus, areolatus vel leprosus aut indistinctus, maculas irregulares 0.5—1.5 cm in diam. formans. Algae ad *Chlorococcales* pertinens. Hypothallus nullus.

Apothecia 0.2—0.5 mm in diam., sessilia, atrofusca, convexa, immarginata. Hymenium (65)70—75(85) mkm altum, hyalinum, I + caerulescentes. Epithecium 8—11 mkm crassum, fuscum, I–. Hypothecium centrale 45 mkm crassum, marginale — 75—85 mkm crassum, pallide flavo-fuscum, e cellulis 3—4 × 2.5—3 mkm formatum, I–. Exipulum ad marginem 100—120 mkm crassum, e cellulis elongatis 5—5.5 × 3—3.5 mkm formatum, intus pallidum, extra fuscum, sub hypothecio nullum, I–. Paraphyses 3—3.5 mkm crassae (in KOH — 2.5 mkm crassae), 2 cellulae apicales 4—4.5 mkm crassae fuscae. Asci 40—46 × (8)11—16 mkm, clavati, polyspori, parietibus amyloides; tholus 8—11 mkm altus, I+ intense caerulescens. Sporae 3.5—6 × 1.5 mkm (in KOH — 3—5 × 1 mkm), ellipticae, hyalinae.

Reactiones. Thallus K–, P–, C–, KC–.

Typus: Russia, Sibiria baikalensis, Buriatia, vallis fluminis Selenga, in adjacentibus pagi Tataurovo, declive stepposum, in rupes, supra lapides carbonaticos minutos, 2 VIII 1997, T. Makryi (NS, isotypus LE).



Местонахождение *Strangospora selengensis*.

A f f i n i t a s. A specie propinqua *S. torvula* (Nyl.) R. Anderson comb. ined. sporis ellipticis, hymenio hyalino, exipulo laterali bene evoluto, talli colore et talli K reactionis nullis, necnon substrato carbonatico differt.

Слоевище накипное, гетеромерное, светло-оливково-серое, ареолированное или струпьевидное и неясное, образующее неправильные пятна 0.5—1.5 см в диам. Фотобионт *Chlorococcales*. Подслоевище отсутствует.

Апотеции 0.2—0.5 мм в диам., сидячие, темно-бурые, выпуклые, без краев. Гимений (65)70—75(85) мкм выс., бесцветный, I+ синеющий. Эпитеций 8—11 мкм толщ., бурый, I–. Гипотеций центральный 45 мкм толщ., краевой 75—85 мкм толщ., с клетками 3—4 × 2.5—3 мкм, I–. Эксципул по краям 100—120 мкм толщ., образован гифами с удлиненными клетками 5—5.5 × 3—3.5 мкм, внутри бледный, снаружи бурый, под гипотецием отсутствует, I–. Парафизы 3—3.5 мкм толщ. (в KOH — 2.5 мкм толщ.), апикальные две клетки 4.5—5 мкм толщ. и буроокрашенные. Сумки 40—46 × (8)11—16 мкм, булавовидные, многоспоровые, стенки амилоидные; толус 8—11 мкм высотой, I+ интенсивно синий. Споры 3.5—6 × 1.5 мкм (в KOH — 3—5 × 1 мкм), эллипсоидные, бесцветные.

Р е а к ц и и. Слоевище K–, P–, C–, KC–.

Т и п. Россия, Байкальская Сибирь, Бурятия, долина р. Селенги в районе с. Татаурово, степной склон, скалы вдоль дороги, на мелких камнях кальцита, 2 VIII 1997. Собр. Т. Макрый (NS, изотип LE).

Р о д с т в о. *Strangospora selengensis* наиболее сходен с *S. torvula* (Nyl.) R. Anderson comb. ined., отличается формой эллипсоидных спор, бесцветным гимениальным слоем, более хорошо развитым латеральным эксципулом, окраской таллома и отсутствием реакции слоевища при действии K, а также обитанием на карбонатных горных породах.

Благодарности

Авторы благодарны д-ру X. Хертелю за ряд ценных замечаний. Работа выполнена при поддержке гранта INTAS 97-30778.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л., 1988. 134 с.

Poelt J., Vězda A. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten / Ed. by I. Cramer. Vaduz, 1977. Ergänzugsheft I. 258 S.; 1981; Ergänzugsheft II. 390 S.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W. & Moore D. M. The lichen flora of the Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. Vol. 6. P. 1—123.

Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart, 1995. T. 1, 2. 1006 S.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XI 2000

SUMMARY

The saxicolous lichen *Strangospora selengensis* Makryi et Golubk. sp. nov. from Siberia Baicalensis is described.

УДК 582.948.2

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© С. В. Овчинникова

НОВЫЙ ВИД РОДА *LAPPULA* (*BORAGINACEAE*) ИЗ СИБИРИ

S. V. OVCZINNIKOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *LAPPULA* (*BORAGINACEAE*) FROM SIBERIA

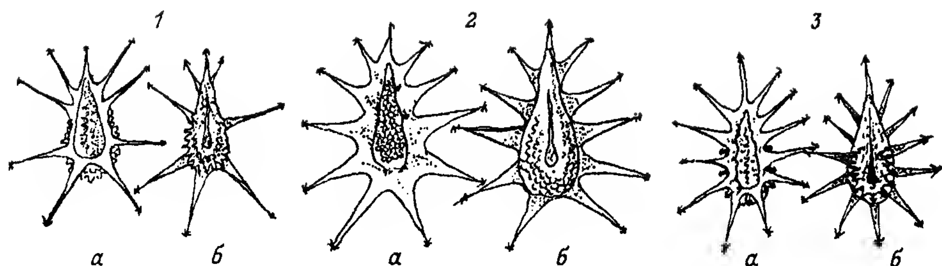
Дается описание нового вида рода *Lappula* из Южной Сибири.

Ключевые слова: новый вид, *Lappula*, *Boraginaceae*, Сибирь.

При обработке рода *Lappula* Moench для «Флоры Сибири» (Овчинникова, 1997) были выделены экземпляры, близкие к видам *L. stricta* (Ledeb.) Guerke и *L. patula* (Lehm.) Menyharth, определенные мною первоначально как L. dzharkentica M. Pop. ex Golosk. Однако после знакомства с этим видом в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) выяснилась ошибочность определения. Четкие морфологические признаки, постоянные на всем ареале, позволяют описать новый вид.

Lappula fruticulosa Ovczinnikova, sp. nov. — *L. dzharkentica* auct. non M. Pop. ex Golosk. : Овчинникова, 1997 во Фл. Сиб. 11 : 135.

Planta annua-biennis, 15—25(40) cm alta, multicaulis. Caules firmi, satis tenues, ob pilos breves sat densos canescentes, a basi ramis 2—3 longis, superne erecto-patentibus. Folia caulina oblongo-lanceolata, 1—4 cm longa, 3—6 mm lata, ob pilos minutos appressos et pilos longos patentes magnituberculatos glaucescenti-pubescentia. Racemi fructiferi 5—10(12) cm longi, floribus fructibusque laxe dissitis, bracteis, grosse oblongis fructibus longioribus. Pedicelli fructiferi breves, 0.5—1(2) mm longi, recti. Calyx sub anthesi ca. 1.5 mm longus, lobis oblongis obtusiusculis setulosis, fructificatione ad 2.5 mm accrescentibus, fructum obtegentibus. Corolla pallide-caerulea, ca. 2.5(3) mm longa, limbo ca. 2 mm in diam. Eremi aequimagni, oblongi, 3—3.5 mm longi, ad lateraliter et subtus



Эремы видов рода *Lappula*.

1 — *L. patula*, *2* — *L. stricta*, *3* — *L. fruticulosa*. *а* — вид со стороны диска, *б* — вид со стороны цикатрикса. Копия рисунка сделана с оригинальной таблицы, выполненной художником С. И. Байбородиным (Овчинникова, 1997).

acut tuberculati, rarius spinulis minutis solitariis admixtis; discus anguste lanceolatus spinulis minutis glochidiatis 1—2-serialibus carinatus vel ubique spinulatus. Spinulae ad marginem disci tangentes, glochidiati, patentes, 1—2 mm longi, numero 4—6 ad utraque latera. Stylus brevis, eremos non exceden.

Typus: Prov. Altai, distr. Uglovsk, prope pag. Pavlovka, steppa deminutiherbosa artemisioso-graminosa lapidosa, 7 VI 1983, I. Makhatkov (LE).

Affinitas. Species *L. stricta* affinis, a qua tamen disco acute tuberculato, ad lineam mediam semper spinulis glochidiatis uniseriatis carinam distinctam formantibus, eremis lateraliter et subtus etiam acute tuberculatis, nec discoplano, glabro vel rugoso ecarinato, eremis lateraliter subtus glabris vel rugosis bene differt (vide figura).

Area geographica: Altai, Tuva.

Однолетнее или двулетнее растение 15—25(40) см выс., многостебельное. Стебли крепкие, сероватые от короткого густого опушения, почти от основания ветвистые, с 2—3 длинными, косо вверх стоящими, вверху повторно вильчатыми ветвями. Стеблевые листья продолговато-ланцетные, 1—4 см дл., 3—6 мм шир., серовато-пушистые от мелких прижатых волосков и длинных отстоящих волосков, сидящих на крупных бугорках. Плодущие кисти 5—10(12) см дл., рыхлые, с крупными продолговатыми прицветниками, обычно длиннее плода. Плодоножки короткие, 0.5—1(2) мм дл., прямые. Чашечка в цвету 1.5 мм дл. с линейными, туповатыми, негусто щетинистыми долями, при плодах удлиняющимися до 2.5 мм и охватывающими плод. Венчик бледно-голубой, 2.5(3) мм дл., отгиб его 2 мм диам. Эремы продолговатые, 3—3.5 мм дл., по бокам и снизу остробугорчатые, реже с примесью одиночных мелких шипиков, диск узколанцетный с килем из 1(2) рядов мелких якорных шипиков или по всей поверхности с мелкими шипиками. Шипики по краю диска основаниями соприкасающиеся, отогнутые, якорные, 1—2 мм дл., в числе 4—6 с каждой стороны. Столбик короткий, целиком скрытый между эремами.

Тип: Алтайский край, Угловский р-н, окрестности пос. Павловка, мелкотравная полынно-злаковая каменистая степь, 7 VI 1983, И. Махатков (LE).

Родство: вид, близкий к *L. stricta*, хорошо отличается остробугорчатым диском, по средней линии всегда с хорошо выраженным килем из ряда мелких якорных шипиков, с эремами по бокам и низу также остробугорчатыми, тогда как у *L. stricta* диск гладкий или морщинистый, без киля; бока и низ эремов также гладкие или морщинистые (см. рисунок).

Распространение: Алтай и Тува.

Обитает в разнотравно-злаковых каменистых степях.

Паратипы (paratypi): Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, урочище Кызылшин, в 2 км севернее пос. Кокоря, 50° с. ш., 89° в. д., песчаные отложения по днищам ущелий и по конусам выноса, № 242, 19 VII 1981, М. Данилов, Н. Сидоренко (NS); Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, окрестности пос. Кокоря, шлейфы хребта Чихачева, ур. Джилкытал, юго-западный микросклон, разнотравно-житняковая каменистая степь, 12 VIII 1982, М. Ломоносова, Л. Миронова (NS); Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, 50° с. ш., 88°40′ в. д., выс. 1770 м. Карьер в леймусовой степи, № 602,

28 VII 1982, И. Красноборов, А. Красников (NS); Тува, Тандинский р-н, окрестности с. Балгазын. Мелкотравная степь у дороги, № 227, 1 VII 1973, Е. Короткова, И. Колосова (NS); Тува, Кызыльский р-н, окрестности пос. Целинный, чиево-вострецовый засоленный луг, № 2917, 2919, 9 VII 1975, Е. Короткова, О. Иванова (NS); там же, мелкотравная полынно-злаковая каменистая степь, № 2913, 9 VII 1975, те же; там же, мелкотравная злаково-полынная степь, № 2918, 11 VII 1975, Е. Короткова, Т. Полякова.

Благодарности

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность Л. И. Малышеву за помощь в составлении латинского диагноза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Овчинникова С. В. *Lappula* Moench — Липучка // Флора Сибири: *Pyrolaceae—Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 131—142.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 15 III 2000

УДК 582.542.2

Бот. журн., 2001 г. т. 86, № 5

© Н. С. Ханджян

© РОД *CAREX* (*CYPERACEAE*) ВО ФЛОРЕ АРМЕНИИ

N. S. KHANDJIAN. THE GENUS *CAREX* L. (*CYPERACEAE*) IN THE FLORA OF ARMENIA

Приводится конспект рода *Carex* флоры Армении, включающий 65 таксонов. Сделана новая номенклатурная комбинация в ранге подвида — *C. pyrenaica* subsp. *micropodioides*.

Ключевые слова: *Carex*, флора, Армения.

В связи с подготовкой очередного X тома «Флоры Армении» проводилось систематическое изучение видов рода *Carex* L. Оно основывалось на исследовании гербарного, в том числе типового материала (ERE, ERCB, LE, MW, MHA), а также на обработке многолетних сборов автора по этому роду. Из литературных источников помимо «Флор» соседних с Арменией стран и флористических публикаций (Егорова, Зейналова, 1988) учтены данные Т. В. Егоровой, приводимые в обзоре рода *Carex* флоры Кавказа (1991) и в монографии «Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)» (1999).

Приводимый конспект рода *Carex* флоры Армении включает 65 таксонов с указанием их географического распространения в республике. Объем и расположение подродов даны по системе Т. В. Егоровой (1991, 1999). Распространение таксонов в республике приводится по ботанико-географическим районам (карта) «Флоры Армении» (Тахтаджян, 1954). При перечислении флористических районов конкретные пункты произрастания указываются лишь в тех случаях, когда их не более 3. Приводятся данные о новых и редких видах, с указанием для очень редких — места хранения гербарных экземпляров, а также о новых флористических находках (ERE) автора в Армении.

Подрод 1. *Carex*

1. *C. tristis* Bieb. — Араг. (г. Арагац), Иджев., Апар. (г. Тежлер, г. Кероглы), Севан., Гег. (г. Спитаксар, ущелье Гридзор), Занг. (г. Капутджух, г. Газанасар). Для

Апаранского флористического района приводится по сборам автора (ERE), а также Ю. Л. Меницкого и Т. Н. Поповой (LE!).

2. *C. cilicica* Boiss. — Дар. (между Хачик и Гнишик). Очень редкий в Армении и на Кавказе вид, известный по единственному сбору А. М. Барсегяна (Барсегян, Егорова, 1969; Егорова, 1991, 1999). Гербарные образцы этого сбора хранятся в ERE! (2 экз.) и LE!.

3. *C. hirta* L. — Лори., Иджев., Апар. (ущелье р. Мармарик, Люсагюх), Севан., Ерев. (Дзорахпюр), Занг. (Базарчай, Каджаран).

4. *C. atherodes* Spreng. — Лори., Иджев. (Севанский перевал), Апар. (Анкаван). Редкий в Армении и на Кавказе вид. В Лорийском флористическом районе собран в следующих пунктах: Кыз Кала, Саратовка, Геташен, Калинино. В Апаранском флористическом районе впервые обнаружен автором.

5. *C. lasiocarpa* Ehrh. — Лори. (оз. Парзлич, оз. Тзркот), Севан. (оз. Гилли). Очень редкий, возможно исчезнувший в Армении вид. Согласно предположению А. М. Барсегяна и Т. В. Егоровой (1969), евро-сибирский *C. lasiocarpa* — занесенное в Армению растение. Сборы данного вида хранятся в ERE! (оз. Парзлич, оз. Тзркотлич) и в LE! (оз. Гилли).

6. *C. rostrata* Stokes — Лори., Иджев., Апар., Севан., Дар. (оз. Чмои, Кочбек), Занг. (Акунк, оз. Джини).

7. *C. vesicaria* L. — В. Ахур. (Верин Гукасян), Араг. (г. Арагац), Лори., Иджев. (Дилижан), Апар. (Такярлу, г. Ампасар), Севан., Дар. (оз. Аэли), Занг. (оз. Салвард, оз. Джини). В Апаранском и Зангезурском флористических районах собран автором.

8. *C. acutiformis* Ehrh. — В. Ахур., Лори., Иджев., Апар., Севан., Ерев., Дар. (оз. Аэли, Артаван), Занг., Мегри. (Варданадзор).

9. *C. riparia* Curt. — Лори. (между Степанаваном и Саратовкой), Апар. (между Разданом и Агавнадзором), Севан., Ерев. (р. Севджур, оз. Айгерлич, между Сарванларом и Неджирлу). Пункты р. Севджур и оз. Айгерлич указываются А. М. Барсегяном (1981). В Лорийском и Апаранском флористических районах собран автором.

10. *C. melanostachya* Bieb. ex Willd. — Во всех районах, кроме Лори.

11. *C. songorica* Kar. et Kir. — Севан. В Армении известен лишь из бассейна оз. Севан, где вид распространен довольно широко. Ошибочно приводится также для Ереванского флористического района (Егорова, 1972; Барсегян, 1981) на основании образца из Гехарда, отнесенного к *C. songorica,* который, однако, принадлежит к *C. melanostachya.*

12. *C. pseudocyperus* L. — Севан., Ерев. (бассейн р. Севджур), Дар. (оз. Аэли, оз. Чмои).

13. *C. hordeistichos* Vill. — В. Ахур. (Кети), Лори. (Кыз Кала), Иджев. (Макараванк), Апар. (Цахкадзор, Ернджатап), Севан., Дар., Занг. (Муссалям).

14 *C. secalina* Willd. ex Wahlenb. — Севан. (Еленовка, Чкаловка, Артанишский залив). Очень редкий в Армении и на Кавказе вид. Повторно собран в 1998 г. Н. С. Ханджян в Артанишском заливе на набережной песчаной полосе, где вид произрастал в большом количестве.

15. *C. sylvatica* Huds. — Лори. (Гюлагарак), Иджев., Занг., Мегри. (Личк, Варданадзор).

16. *C. pendula* Huds. — Занг. (Шикахох, Срашен, Неркин Анд). Новый для Южного Закавказья вид (Ханджян, 1988), собранный на территории Шикахохского заповедника М. Г. Григоряном (Срашен), Э. Ц. Габриэлян (Шикахох — тиссовая роща) и Н. С. Ханджян (Неркин Анд — платановая роща, Шикахох — у родника). Гербарные образцы всех сборов хранятся в ERE!.

17. *C. depauperata* Curt. ex With. — Иджев. (Баграташен), Занг. (Неркин Анд, между Срашен и Цав). Редкий в Армении и на Кавказе вид. Последний сбор вида в Армении имеет 20-летнюю давность (Неркин Анд). Все 3 гербарных образца вида хранятся в ERE!.

18. *C. michelii* Host — Иджев. (Дилижан, Гетаовит), Лори. (Сисимадан), Севан. (Лчашен), Дар. (Бурцруни), Занг. (Кафан). Новый для Иджеванского флористиче-

ского района и Дилижанского заповедника вид, собранный автором (Ханджян, Шарбатян, 1997).

19. *C. brevicolis* DC — В. Ахур. (г. Ашоцкар), Араг. (г. Арагац), Иджев. (г. Маймех), Апар., Севан.

20. *C. vaginata* Tausch. — Мегри (г. Чкнавор). Вид приводится по литературным данным (Барсегян, 1962а; Барсегян, Егорова, 1969; Барсегян, 1981; Егорова, 1991, 1999). Хотя Т. В. Егорова видела гербарный образец *C. vaginata* из Армении, мои поиски данного экземпляра в ERE и LE оказались безрезультатными. Во всех источниках указан единственный в Закавказье сбор с горы Чкнавор. Согласно А. М. Барсегяну (1962а), вид собран 27 VII 1959 г., коллекторами являются А. Барсегян, Я. Мулкуджанян, Ш. Асланян. Это крайняя южная, оторванная от основного ареала, точка евро-сибирского *C. vaginata*, спорадично произрастающего на Большом Кавказском хребте (Балкария, Чегем, Дигория, LE!).

21. *C. panicea* L. — Лори. (Степанаван, Кыз Кала), Иджев. (Севанский перевал, Фиолетово), Апар. (Такярлу, г. Кероглы), Севан. (Варденис), Занг. (г. Хуступ), Мегр. (Личк). Ранее был известен только из Лорийского флористического района (Барсегян, 1981). В Иджеванском, Апаринском и Зангезурском флористических районах впервые собран Н. С. Ханджян.

22. *C. depressa* Link subsp. *transsilvanica* (Schur) Egor. — Иджев. (Гетаовит), Занг. (г. Хуступ), Мегри. (Личк). Редкий в Армении и новый для Северной Армении подвид, собранный в 1996 г. Н. С. Ханджян в окрестностях с. Гетаовит (Ханджян, 1999). Остальные сборы хранятся в LE!.

23. *C. huetiana* Boiss. — Араг. (г. Арагац), Апар. (г. Тежлер, Памбакский хребет), Гег., Занг. (г. Капутджух, г. Газанасар). В Апаранском флористическом районе впервые собран автором.

24. *C. caryophyllea* Latourr. — Лори. (Памбак, Степанаван), Иджев. (г. Маймех, Севанский перевал), Апар. (Памбакский хребет), Севан., Гег. (г. Севсар, г. Спитаксар), Занг. (г. Хуступ), Мегри.

25. *C. diluta* Bieb. — Шир. (Исаакян, Агин), Иджев. (Дилижан, Маргаовит), Севан., Ерев., Дар.

26. *C. distans* L. — Ерев. (Дзорахпюр, Абовян), Севан. Редкий в Армении и на Кавказе вид. В Севанском флористическом районе собран из Шоржи, Вардениса, Зода и Мартуни (все образцы в LE!). Сбор из Дзорахпюра хранится в ERE!. Пункт Абовян указывается А. М. Барсегяном (1981).

27. *C. halleriana* Asso. — Иджев. (Гетаовит), Занг. (Кафан), Мегри. Редкий в Армении и новый для Северной Армении вид, собранный в 1996 г. Н. С. Ханджян (1999).

28. *C. pediformis* C. A. Mey. — Севан. (Шоржа, п-ов Артаниш). Евро-сибирский вид, очень редкий в Армении и на Кавказе. В республике собран дважды из находящихся по соседству пунктов. Сбор из Шоржи хранится в MW!, из Артаниша — в LE!. Специальные поиски вида автором в указанных местонахождениях не увенчались успехом.

29. *C. rhizina* Blytt ex Lindblom. — Занг. (г. Капутджух). Очень редкий на Кавказе, а также в Армении вид, известный по сбору А. Л. Тахтаджяна и С. К. Черепанова (1950, ERE!).

30. *C. humilis* Leysser — В. Ахур. (Памутлу), Араг. (г. Арагац), Лори., Иджев. (Дилижан, Агдам), Севан.

31. *C. digitata* L. — Иджев. (Дилижан, Ванадзор, г. Абегакар), Занг. (г. Хуступ). Редкий в Армении вид, хотя широко распространен во всех районах Кавказа. Сборы из Ванадзора и горы Абегакар хранятся в ERE!, остальные — в LE! MOSP (Егорова, 1991).

32. *C. pallescens* L. — Лори., Иджев., Апар., Севан., Занг.

33. *C. tomentosa* L. — Лори. (Саратовка, Степанаван), Иджев. (Дилижан), Апар. (Цахкадзор), Севан., Ерев. (город Ереван), Занг. (г. Хуступ, Кафан, Каджаран). В Иджеванском и Апаранском флористических районах собран автором.

34. *C. liparocarpos* Gaud. subsp. *bordzilowskii* (V. Krecz.) Egor. — Иджев. (Иджеван, между Салахом и Чайкендом, Дилижан), Ерев. (Эребунийский заповедник), Занг. (Шикохохский заповедник, Кафан), Мегри. (Варданадзор). Новый для Ереванского флористического района вид, собранный Н. С. Ханджян.

35. *C. supina* Willd. ex Wahlenb. — Все районы. Одна из наиболее распространенных в Армении осок.

36. *C. capillaris* L. — Лори (Кечутские горы), Занг. (оз. Капутан, Мегринский перевал, г. Хуступ), Мегри. (левый приток Мегригета).

37. *C. caucasica* Stev. — Лори, Иджев., Апар., Севан., Занг., Мегри. (Личк).

38. *C. medwedewii* Leskov, 1931, Журн. русск. бот. общ. 16,1 : 70. — *C. aterrima* Hoppe subsp. *medwedewii* (Leskov) Egor. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 54. — *C. atrata* L. subsp. *aterrima* auct. Non (Hoppe) Čelak. 1867 : O. Nilsson 1985, Fl. Turk. 9 : 148 — *C. aequivoca* V. I. Krecz. 1935, Фл. СССР, 3 : 600, 257. — Араг., Иджев., Апар., Севан., Гег., Дар., Занг.

39. *C. oligantha* Steud. — Арагац. (г. Арагац), Занг. (г. Капутджух). Редкий в Армении и на Кавказе вид. Впервые приводится для Арагацского флористического района, где В. А. Манакяном собрано всего одно растение (ERE!) на чингилах южной вершины горы Арагац (Ханджян, 1988).

Подрод 2. *Kreczetoviczia* Egor.

40. *C. acuta* L. — Ахур., Лори., Иджев., Апар., Севан., Дар., Занг.

41. *C. transcaucasica* Egor. — Араг., Дар. (г. Мурадсар).

42. *C. elata* All. — Лори. (Геташен), Севан (Джан-Ахмед). Редкий в Армении вид. Гербарные образцы *C. elata* хранятся в ERE!.

43. *C. cespitosa* L. — Араг., Иджев. (Семеновка, г. Мургуз), Апар. (Анкаван, ущелье р. Такярлу), Севан., Занг., Мегри. (г. Чкнавор).

44. *C. orbicularis* Boott subsp. *kotschyana* (Boiss. et Hohen.) Kukkonen — В. Ахур. (г. Гукасян-Мец), Араг. (оз. Кари), Севан., Гег., Дар. (г. Ксырсар), Занг. (оз. Салвард), Мегри (р. Мегригет).

Подрод 3. *Vignea* (P. Beauv. ex T. Lestib.) Peterm.

45. *C. appropinquata* Schum. — Лори. Редкий в Армении вид. Сборы из оз. Круглое и оз. Куйбышевское хранятся в ERE!. Еще 3 пункта (оз. Тзркотлич, оз. Лодкалич, оз. Цолакилич) указываются в литературе (Барсегян, Егорова, 1969).

46. *C. diandra* Schrank — В. Ахур. (Кайкули), Лори., Севан. (оз. Гилли, Загалу, между Гюнейем и Шишкая).

47. *C. vulpina* L. — Севан. (бассейн р. Аргичи). Редкий в Армении и на Кавказе вид. Спустя более чем 35 лет после первого сбора вида (Барсегян, Егорова, 1969), специальные поиски автора обнаружили *C. vulpina* в том же флористическом районе (басейн р. Аргичи, на затопленном лугу выше с. Яных, Н. С. Ханджян, ERE).

48. *C. otrubae* Podp. — Лори. (между Степанаваном и Саратовкой), Севан. (Субатан), Ерев., Мегри. (Варданадзор). В Лорийском, Севанском, Мегринском флористических районах собран автором.

49. *C. divulsa* Stokes — Иджев., Гег. (Хосровский заповедник), Занг., Мегри. (р. Вагравар).

50. *C. polyphylla* Kar. et Kir. — Иджев., Апар., Севан., Ерев. (г. Ереван, Гарни), Дар. (Гергер, Гортун, ущелье р. Терп), Занг., Мегри.

51. *C. contigua* Hoppe — В. Ахур. (Амасия), Лори. (оз. Лодкалич, Кыз Кала, между Степанаваном и Саратовкой), Апар., Ерев., Дар. (Барцруни), Занг. (Неркин Анд).

52. *C. disticha* Huds. — Лори. (оз. Лодкалич, Калинино), Апар. (устье р. Мармарик), Севан., Занг. (Урут, между Шишкертом и г. Хуступ). В Апаранском флористическом районе собран автором.

53. *C. praecox* Schreb. — Лори. (ущелье реки Каменки), Севан. (Лчашен, г. Цлуглух). Очень редкий в Армении вид, известный сборами более чем 65-летней давности. Сборы хранятся в разных коллекциях: р. Каменка — ERE!, Лчашен (Ордаклю) — MW!, Цлуглух (Bogu-dagh) — LE!.

54. *C. divisa* Huds. — Лори. (оз. Лодкалич), Севан., Ерев., Дар. (Джермук, Барцруни), Занг. (берег р. Цав). Новый для Зангезура вид, собранный автором.

55. *C. stenophylla* Wahlenb. subsp. *stenophylloides* (V. I. Krecz.) Egor. — Шир. (берег р. Арпа), Араг. (Бюракан, Амберд), Севан., Ерев., Дар. (берег р. Терп), Занг. (Адхиз), Мегри. (между Ваграваром и Легвазом).

56. *C. pachystylis* J. Gay — Шир. (Харков, пос. Арагац), Севан. (п-ов Севан), Ерев., Дар. (Барцруни).

57. *C. acrifolia* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 591, 192; Егорова, 1966, Осоки СССР: 143 — *C. enervis* C. A. Mey. subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Egor. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 54; id. 1999, Осоки России и сопред. гос: 537. — *C. pseudofoetida* Kuk. subsp. *acrifolia* (V. Krecz.) Kukkonen, 1984, Ann. Bot. Fenn. 21,4 : 384; id. 1985, Fl. Ir. 173 : 201; O. Nilsson, 1985, in Fl. Turk. 9 : 105. — В. Ахур. (Танакей), Арагац. (г. Арагац), Иджев. (между Шамутом и Атан), Севан., Апар. (бассейн р. Мармарик), Занг. (Мегринский перевал, Каджаран). В Апаранском и Зангезурском флористических районах собран автором.

58. *C. bohemica* Schreb. — Лори. (оз. Жанготлич, оз. Клорлич, оз. Цолакилич). Очень редкий на Кавказе вид, известный только по сборам А. М. Барсегяна (1962а, 1962б) из Северной Армении — Лорийского плоскогорья (ERE!). Местонахождение оз. Цолакилич указывается согласно Т. В. Егоровой (1991).

59. *C. leporina* L. — Все районы. Второй после *C. supina* наиболее распространенный в Армении вид рода.

60. *C. canescens* L. — Араг. (г. Арагац), Апар. (г. Ампасар), Севан. (Камо, Мартуни, Аташ), Гег. (г. Кызылдаг, ущелье Гридзор), Занг. (Каджаран). В Апаранском и Зангезурском флористических районах впервые собран автором.

Подрод *Psyllophora* (Degl.) Peterm.

61. *C. phyllostachys* C. A. Mey. — Иджев. (Дебеташенское лесничество), Занг., Мегри. (берег р. Вагравар). Новый для Северной Армении вид (Ханджян, 1999).

62. *C. obtusata* Liljebl. — Севан. (Лчашен). Очень редкий в Армении вид, известный более чем полувековым сбором П. А. Смирнова (1971) из единственного указанного выше пункта (MW!, ERE!).

63. **C. pyrenaica Wahlenb. subsp. micropodioides (V. Krecz.) Chandjian comb. et stat. nov.** — *C. micropodioides* V. Krecz. 1935, во Фл. СССР, 3 : 608, 298; Егорова, 1991, Бот. журн., 76,12 : 1747; она же, 1999, Осоки России и сопред. гос. 582. — *C. pyrenaica* auct. non Wahlenb. : O. Nilsson, 1985, Fl. Turk., 9 : 86; Ханджян, 1988, Биол. журн. Арм. 41,9 : 762. — Апар. (г. Тежлер), Гег. (г. Аждаак). В Армении собирался дважды: Смирновым (1971) на Гегамском хребте (Кызыл-даг [г. Аждаак], 1929, MW!) и Н. С. Ханджян (1988) на Памбакском хребте (г. Тежлер, 1986, ERE).

64. *C. capitellata* Boiss. et Bal. — Иджев. (г. Мургуз), Занг. (Мегринский перевал), Мегри. (берег р. Вагравар, Личк). Сборы с горы Мургуз и Мегринского перевала хранятся в ERE!, из Вагравара в LE!, из Личка в LE! и MHA!.

65. *C. oreophila* C. A. Mey. — Араг., Апар. (г. Тежлер), Севан., Гег., Занг. В Апаранском флористическом районе собран Н. С. Ханджян (1988), а также Ю. Л. Меницким и Т. Н. Поповой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсегян А. М. Материалы по болотной флоре Армении // Изв. АН АрмССР. 1962а. Т. 15. № 6. С. 89—93.

Барсегян А. М. Новая для флоры Кавказа осока *Carex cyperoides* Murr. // Изв. АН АрмССР. 1962б. Т. 15. № 10. С. 97—98.

Барсегян А. М. Водно-болотная флора Армснии и сс анализ // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. 1981. Вып. 8. С. 53—120.

Барсегян А. М., Егорова Т. В. Материалы к изучению осок Армении // Биол. журн. Армении. 1969. Т. 22. № 4. С. 75—82.

Егорова Т. В. *Carex* L. // Флора Еревана / А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Л., 1972. С. 339—342.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex (Cyperaceae)* флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопрсдельных государств (в пределах бывшего СССР). С.-Петербург, Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В., Зейналова С. А. Конспект Осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) флоры Азербайджана // Новости сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 27—31.

Смирнов П. А. Об осоках Армении // Науч. докл. высш. шк. Биол: науки. 1971. № 5. С. 59—62.

Тахтаджян А. Л. Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. 290 с.

Ханджян Н. С. Матсриалы к флоре Армении // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41. № 9. С. 760—766.

Ханджян Н. С. Новые и редкие виды флоры Армении (*Eleocharis* L., *Carex* L., *Potamogeton* L.) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 1999. Вып. 12. С. 57—59.

Ханджян Н. С., Шарбатян. М. И. Флористические находки в Дилижанском заповсднике // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 151—153.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 7 VII 2000

SUMMARY

The list of specics of *Carex* native for Armcnian flora is prescnted. It includes 65 taxa. A new *C. pyrenaica* Wahlenb. subsp. *micropodioides* (V. I. Krecz.) Chandjian is identificd.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.738(47)

© И. В. Благовещенский

О НАХОДКЕ *CAREX BOHEMICA (CYPERACEAE)* В УЛЬЯНОВСКОМ ПРЕДВОЛЖЬЕ

I. V. BLAGOVESCHENSKY. ON THE FINDING OF *CAREX BOHEMICA (CYPERACEAE)* IN THE ULYANOVSK REGION

Приведены данные о находке *Carex bohemica* в Ульяновском Предволжье на периферии осокового болота (надпойменная терраса р. Барыш).

Ключевые слова: *Carex bohemica*, Ульяновское Предволжье.

Распространение *Carex bohemica* Schreb. в европейской части России, а также ее эколого-фитоценотическая приуроченность изучены недостаточно. Данный вид встречается спорадически (Егорова и др., 1976; Егорова, 1999). В связи с этим представляет интерес местонахождение ее в Ульяновском Предволжье.

Ранее *C. bohemica* указывалась для Ульяновской обл. лишь для заволжской части (Раков, Пчелкин, 1980): к северо-западу от с. Старая Бесовка Новомалыклинского р-на и северо-восточнее р. п. Старая Майна. В обоих местонахождениях осока встречалась небольшими популяциями по берегам озер-стариц. Т. В. Егорова (1999) отмечает, что вид встречается на песчаных и иловатых берегах озер и иногда рек, на галечниках, болотистых и сыроватых лугах.

Нами осока богемская обнаружена 15. 08. 1996 г. на песчаных местах по северо-западной периферии осокового болота в 4.2 км к северо-западу от с. Малый Барышок Сурского р-на Ульяновской обл. в 23 квартале (выдел 23) Лавинского лесничества Сурского МЛХ. Координаты: 54° 34′ с. ш., 46° 57′20″ в. д. Высота над ур. моря 100 м. Болото сформировалось на высокой надпойменной среднеплейстоценовой террасе в левобережье р. Барыш. Болотная котловина имеет эоловое происхождение. На болоте распространены сообщества из *Carex elata* subsp. *omskiana* (Meinsh) Jalas, *C. vesicaria* L. и *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth.

Сообщества *Carex bohemica* образуют почти непрерывающуюся зону по периферии болота шириной в среднем 1 м, иногда до 3.5 м. Проективное покрытие составляет в среднем 5 %, что соответствует 26 экземплярам на 1 м^2, высота побегов от 20 до 38 см, вид хорошо плодоносит. При этом *Carex bohemica,* как свидетельствует характер подземных органов, является здесь однолетником. В большинстве работ указывается, что это растение многолетнее, и лишь в некоторых источниках (Губанов и др., 1991) отмечается, что осока богемская может быть и однолетником, и многолетником.

Данное местообитание осоки богемской должно быть взято под охрану.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М., 1991. 398 с.

Егорова Т. В., Новиков В. С., Протопопова В. В., Смольянинова Л. А. Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. II. 235 с.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 773 с.

Раков Н. С., Пчелкин Ю. А. Флористические находки в Ульяновской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 711—713.

Ульяновский государственный университет

Получено 24 I 2000

SUMMARY

The data on location, ecological and coenotic values of *Carex bohemica* are given.

УДК 581.9 (517.3)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© А. С. Ревушкин, Н. А. Рудая, А. Е. Сморгов, А. Л. Эбель, Н. В. Щёголева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

A. S. REVUSHKIN, N. A. RUDAJA, A. E. SMORGOV, A. L. EBEL, N. V. SHCHEGOLEVA. FLORISTIC FINDINGS IN WEST MONGOLIA

Приведены сведения о видах, новых для флоры Монголии (12), и отдельных ботанико-географических районов (40 видов).

Ключевые слова: Монголия, флористические находки, Томский университет.

В 1997—1999 гг. сотрудники кафедры ботаники Томского государственного университета приняли участие в 3 Комплексных российско-монгольских научно-исследовательских экспедициях, посвященных изучению природы Западной Монголии. При этом были найдены 12 новых для флоры Монголии видов и 40 видов, новых для отдельных ботанико-географических районов.

Цитируемые гербарные экземпляры хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК), дублеты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (LE).

Новые для Монголии виды

Polygonum propinquum Ledeb.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, среднее течение р. Хойд-Цэнхэр, по сайрам. 14. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Вид, близкий к *Polygonum aviculare* L. и еще более — к *P. neglectum* Bess., но более галофильный (Цвелев, 1979). Широко распространен в южных районах России (в том числе в Русском Алтае). Собранные в Монголии экземпляры не вполне типичны: они имеют длинные и узкие листья (от узколанцетных до почти линейных — самые нижние длиной 2 см и более, но шириной не более 3 мм), а на верхушках побегов листья очень мелкие.

Lepidium soongoricum Schrenk

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Алтай сомон, по левому притоку р. Ангирту-Гол (левый приток р. Бодонч-Гол), в зарослях чия. 25. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Этот галофильный вид распространен преимущественно в северных районах Средней Азии. Возможно, на территории Монголии является заносным. Найдено всего 2 мелких экземпляра (не более 15 см выс.).

Smelowskia pectinata (Bunge) Veliczkin

Вид отсутствует (даже в синонимах) в основных сводках по флоре Монголии (Грубов, 1982; Губанов, 1996). При этом в качестве отдельного вида *S. pectinata* упоминается (в том числе и для Монголии) у ряда авторов (Величкин, 1979; Камелин, 1998; Эбель, 1999).

Полагаем, что этот вид не следует присоединять к *S. calycina* (Stephan) C. A. Meyer (как разновидность var. *pectinata* (Bunge) Fedtsch.), как это делали многие исследователи. От *S. calycina* он хорошо отличается более крупными размерами стеблей и листьев, более слабым опушением, листьями с более узкими, нередко многочисленными, заостренными дольками, длинными соцветиями с большим количеством цветков, удлиненными плодами с более коротким столбиком.

На Алтае и в Монголии *S. pectinata* растет преимущественно в высокогорьях — в щебнистых тундрах, на скалах, в высокогорных петрофитных степях, в субальпийских лиственничных редколесьях. По сравнению с *S. calycina* является менее высокогорным видом: спускается в верхнюю часть лесного или степного пояса. Встречается редко в Юго-Восточном Алтае и в Западной Монголии: есть сборы из Монгольского Алтая (LE!, MW!, TK!), Гобийского Алтая (LE!), западной части Хангая — хребет Хан-Хухэй (LE!) и Джунгарской Гоби — хребет Байтаг-Богдо (MW!).

Нами *S. pectinata* собрана в восточной части Монгольского Алтая: «Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, р. Шаворт, лиственничник по ручью. 08. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов, верховье р. Шаворт, субальпийский пояс, на скалах. 11. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов».

Astragalus aksaicus Schischkin

Монгольский Алтай: Баян-Улгий аймак, Толбо сомон, северная окраина оз. Толбо-Нур, горно-степной пояс, на галечнике. 09. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Произрастает на галечниках, в долинах горных рек. Считается узколокальным эндемиком Юго-Восточного Алтая: реки Аксай, Уландрык, Юстыд, Ак-Кобу (Выдрина, 1994; Флора..., 1946).

Astragalus alberti Bunge

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, дорога между г. Ховд и сомоном Манхан, полупустыня. 18. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; Ховд аймак, Буянт сомон, западное побережье оз. Хара-Ус-Нур, полупустыня. 3. 09. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Произрастает по долинам горных рек, у перевалов. Распространен в Средней Азии: в Тянь-Шане (район Иссык-Куля), а также в Джунгаро-Кашгарском р-не (Флора..., 1946). Был указан и для 2 районов Монголии — Долина Озер («Орок-нурский») и Восточная Гоби (Грубов, 1955), но в более поздних сводках отсутствует.

Astragalus arcuatus Kar. et Kir.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, 20 км восточнее сомона Алтай, полупустыня. 22. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; Ховд аймак, 15 км восточнее сомона Алтай, песчаная полупустыня. 22. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Произрастает по глинисто-каменистым склонам, песчано-щебнистым плато и в ковыльно-типчаковых степях, на степных лугах, по склонам сопок. Распространен на юге Западной Сибири, в Средней Азии (Арало-Каспийский район, Прибалхашье), западе Монголии (Флора..., 1946).

Мы сочли нужным поместить *A. arcuatus* в список флористических находок для территории Монголии на основании отсутствия этого вида в сводках В. И. Грубова (1982) и И. А. Губанова (1996).

Astragalus consanguineus Bong. et Mey.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, Дарви сомон, баглуровая глинистая полупустыня. 17. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Произрастает в степях на солонцеватых местах и по галечниковым берегам рек. Распространен в Восточном Казахстане, в Средней Азии: Тарбагатай, Джунгарский Алатау (Крылов, 1933).

Astragalus tephrolobus Bunge

Монгольский Алтай: Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, южный склон Монгольского Алтая, 20 км к югу от перевала Тамч-Даба, по правому борту долины р. Цалуу, каменистая степь. 20. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Вид распространен в горных степях. Считается эндемиком Юго-Восточного Алтая — Чуйская и Курайская степи (Выдрина, 1994).

Oxytropis physocarpa Ledeb.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, субальпийский пояс, на скалах северо-восточной экспозиции. 20. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Вид считается эндемиком Юго-Восточного Алтая и Тувы. Распространен в высокогорьях на каменистых и щебнистых склонах, в каменистой тундре, на скалах (Положий, 1994).

Euphorbia caesia Kar. et Kir.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Булган сомон, песчано-каменистый склон по р. Индер. 12. 08. 1998 г. С. Кобыленко; Ховд аймак, Алтай сомон, ущелье р. Бодонч-Гол, по сайру. 26. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Этот «забытый» вид недавно восстановлен К. С. Байковым (1996). Распространен преимущественно в Средней Азии, а также в степной зоне Алтайского края, в Туве и в Хакасии.

Valeriana martjanovii Krylov

Монгольский Алтай: Баян-Улгий аймак, Толбо сомон, северные окрестности оз. Толбо-Нур, субальпийский пояс, южный склон, щебнистая россыпь. 09. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Преимущественно среднеазиатский вид, заходящий в Юго-Восточный Алтай и Южную Туву.

Galatella hauptii (Ledeb.) Lindl.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Булган сомон, долина р. Булган, травянистый склон. 13. 08. 1998 г. С. Кобыленко.

Вид, широко распространенный на территории Западной и Южной Сибири, в Северном Казахстане. Во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1949) указывается и для Монгольского Алтая. Не отмечен для Монголии в основных сводках (Грубов, 1982; Губанов, 1996), вероятно, из-за отсутствия сборов.

Новые виды для отдельных ботанико-географических районов Монголии

Asplenium altajense (Kom.) Grub.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, юго-восточные окрестности г. Ховд, на скалах северной экспозиции. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Уенч сомон, среднее течение р. Уенч-Гол, в трещинах гранитных скал. 01. 09. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Новые местонахождения являются самыми западными на территории Монголии.

Asplenium septentrionalis (L.) Hoffm.

Монгольский Алтай: Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, долина левого пересыхающего притока р. Могойн-Гол, на скалах. 21. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

По-видимому, данное местонахождение этого вида, расположенное на южном макросклоне Монгольского Алтая, является самым южным на территории Монголии.

Asplenium yunnanense Franch.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, на скалах, в узкой расщелине. 16. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, на скалах северо-восточной экспозиции. 13. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Ранее на территории Монголии этот вид был известен только из Гобийского Алтая. Новые местонахождения сокращают разрыв ареала *A. yunnanense:* севернее он был собран однажды в Русском Алтае (р. Аргут).

В работе А. И. Шмакова (1996) ни один из этих 3 видов р. *Asplenium* не указан для Западной Монголии.

Cystopteris dickieana R. Sim

Монгольский Алтай: Баян-Улгий аймак, Толбо сомон, северные окрестности оз. Болбо-Нур, альпийский пояс, на скалах. 09. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, на скалах, в узкой расщелине. 16. 08. 1997 г.; там же, по берегу ручья, на камнях. 17. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, нижнее течение р. Шаворт, степь по ручью, скалы, трещины. 08. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; там же (среднее течение), лиственничник. 08. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, верховье р. Хушет, высокогорный пояс, северный склон, среди скал. 09. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; среднее течение р. Хушет, остепненный лиственничник, северный склон, на скалах. 12. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; там же, щебнистые осыпи. 13. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, сухой лог по правобережью р. Цалуу, в трещинах скал. 20. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; Ховд аймак, Уенч сомон, среднее течение р. Уенч-Гол, в трещинах гранитных скал. 01. 09. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, Алтай сомон, юго-восточные окрестности г. Ховд, на скалах северной экспозиции. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

В сводке И. А. Губанова (1996) вид отмечен лишь для Прихубсугулья и Хангая. Однако А. И. Шмаков (1996) указывает *C. dickieana* для всей Западной Монголии. Вероятно, этот вид действительно является здесь довольно обычным, по крайней мере в наших сборах его даже больше, чем близкого *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.

Woodsia glabella R. Br.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, нижнее течение р. Шаворт, степь по ручью, скалы, трещины. 08. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, на скалах северной экспозиции. 13. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Ранее в Монголии вид был отмечен лишь для Прихубсугулья и Котловины Больших Озер.

Chloris virgata Sw.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Ховд сомон, берег р. Дунд-ус, на песке возле юрт. 14. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Полусорный злак, широко распространенный в Монголии.

Ptilagrostis pelliotii (Danguy) Grub.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Мест сомон, между Уенч и Баянзурх, верховье р. Бодонч-Гол, известковый склон. 15. 08. 1998 г. С. Кобыленко; Ховд аймак, Алтай

сомон, среднее течение р. Бодонч-Гол, скалы по реке, на выровненном участке. 23. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Вид распространен преимущественно в южных пустынных районах Монголии.

Neottia kamtschatea (L.) Reichenb. f.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, злаково-осоковое березовое (*Betula microphylla*) редколесье. 13. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Самое западное (и, по-видимому, самое южное) местонахождение в Монголии.

Urtica sondenii (Simm.) Avror. ex Geltman

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, берег р. Булган. 27. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ближайшее местонахождение этого редкого для Монголии вида — в Монгольском Алтае, вероятно, на соседней р. Уенч-Гол (Грубов, 1979; Гельтман, 1988).

Polygonum polycnemoides Jaub. et Spach.

Монгольский Алтай: Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, долина левого притока р. Могойн-Гол, солонцеватый берег ручья. 21. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее *P. polycnemoides* на территории Монголии был известен только на крайнем западе Джунгарской Гоби (Камелин и др., 1985). Таким образом, наше местонахождение является самым восточным для этого вида.

Bassia hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, 10 км к югу от заставы Ошиг, в зарослях чингила. 30. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее этот вид уже был отмечен для Западной Монголии.

Chenopodium gubanovii Sukhor.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, берег р. Булган. 31. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Вид из родства *C. rubrum* L., описанный совсем недавно. Автор вида указывает *C. gubanovii* для Монголии, Алтая, Тувы и Восточного Казахстана (Сухоруков, 2000).

Chenopodium iljinii Golosk.

Монгольский Алтай: Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, ущелье р. Могойн-Гол у выхода на равнину, на конусе выноса. 22. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее этот вид был отмечен на территории Монголии только для Котловины Больших Озер (Губанов, 1996).

Halogeton glomeratus (Bieb.) C. A. Mey.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Мест сомон, между Уенч и Баянзурх, верховье р. Бодонч-Гол, каменистый склон. 15. 08. 1998 г. С. Кобыленко; Ховд аймак, Алтай сомон, долина р. Ангирту-Гол (левый приток р. Бодонч-Гол), в зарослях чия. 25. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее вид был отмечен в котловинных районах Западной и Южной Монголии.

Krascheninnikovia ewersmanniana (Stschegl. ex Losinsk.) Grub.

Монгольский Алтай: Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, долина левого пересыхающего притока р. Могойн-Гол, каменистый склон. 21. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

В выпуске «Растения Центральной Азии» (Грубов, 1966) этот вид показан на карте для южного макросклона Монгольского Алтая, однако в тексте не указан для этого

района. В более поздних публикациях (Грубов, 1982; Губанов, 1996) также не отмечен для Монгольского Алтая.

Suaeda heterophylla (Kar. et Kir.) Bunge

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, 7 км у югу от заставы Ошиг, сырой засоленный луг. 28. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее вид был отмечен в восточных пустынных районах Монголии.

Suaeda kossinskyi Iljin

Монгольский Алтай: Баян-Улгий аймак, Толбо сомон, песчаный берег оз. Толбо-Нур. 08. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Ближайшие местонахождения вида в Хобдосском р-не.

Suaeda linifolia Pall.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, 7 км к югу от заставы Ошиг, солончак. 28. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее на территории Монголии этот вид был известен только из Котловины Больших Озер.

Amaranthus blitoides S. Wats.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, г. Ховд, возле общежития университета. 17. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, песчаный берег р. Булган. 31. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Первые находки вида в Западной Монголии, ранее был известен из Монгольской Даурии и Восточной Монголии (Губанов, 1996).

Amaranthus retroflexus L.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, песчаный берег р. Булган. 31. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

В Монголии этот вид распространен преимущественно в восточных районах.

Melandrium apricum (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Rohrb.

Монгольский Алтай: Баян-Улгий аймак, Толбо сомон, северные окрестности оз. Толбо-Нур, подножье скал. 08. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Манхан сомон, среднее течение р. Хойд-Цэнхэр, петрофитная степь на гранитах. 14. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Широко распространенный в Монголии вид. Ближайшие местонахождения в Котловине Больших Озер.

Papaver rubro-aurantiacum (Fisch.) R. Sweet

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, юго-восточные окрестности г. Ховд, северо-западный склон сопки, под скалами. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; там же. 05. 09. 1999 г. А. Эбель.

Довольно широко распространенный в Монголии вид. Ближайшие местонахождения в Монгольском Алтае.

Goldbachia ikonnikovii Vass.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, долина р. Хойд-Цэнхэр, опустыненная степь, по сайру. 11. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Новое местонахождение — самое западное для этого вида.

Lepidium crassifolium Waldst. et Kit.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Алтай сомон, долина р. Ангирту-Гол (левый приток р. Бодонч-Гол), в зарослях чия. 25. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, 7 км у югу от заставы Ошиг, сырой солонцеватый луг; там же, в зарослях солодки на засоленной почве. 28. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее вид был отмечен в пределах Западной Монголии лишь для Котловины Больших Озер.

Lepidium lacerum C. A. Mey.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Алтай сомон, долина р. Ангирту-Гол (левый приток р. Бодонч-Гол), в зарослях чия. 25. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее в Монголии был отмечен лишь для Джунгарской Гоби.

Ptilotrichum tenuifolium (Steph.) C. A. Mey.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, среднее течение р. Хойд-Цэнхэр, петрофитная опустыненная степь. 13. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, петрофитная степь. 16. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, левый борт долины р. Хушет, гребень водораздела. 11. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; там же, среднее течение р. Хушет, петрофитная степь. 12. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; Гоби-Алтайский аймак, Тонхил сомон, окрестности оз. Тонхил-Нур, по мелкому сайру. 19. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, северо-западные окрестности г. Ховд, каменистый склон сопки, на песке. 15. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; юго-восточные окрестности г. Ховд, восточный каменистый склон сопки; там же, в трещинах скал. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; там же, каменистый склон сопки. 05. 09. 1999 г. А. Эбель.

Вероятно, *Ptilotrichum tenuifolium* довольно широко распространен в Западной Монголии, но не всегда хорошо отличим от другого вида — *P. canescens* (DC.) C. A. Mey.

Ribes heterotrichum C. A. Mey.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, выс. 2500 м над ур. м., на скалах северо-западной экспозиции. 20. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая; Ховд аймак, Булган сомон (среднее течение р. Булган-Гол), каменистый закустаренный склон. 13. 08. 1998 г. С. Кобыленко; Ховд аймак, Уенч сомон, среднее течение р. Уенч-Гол, подножье гранитных скал. 01. 09. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, юго-восточные окрестности г. Ховд, северо-западный каменистый склон сопки. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее на территории Монголии этот вид был известен только из Джунгарской Гоби.

Astragalus austrosibiricus Schischkin

Хобдосский р-н: Баян-Улгий аймак, окрестности оз. Цаган-Нуур, опустыненная степь. 11. 08. 1996 г. А. Ревушкин, А. Пяк, Н. Рудая.

Вид широко распространен на территории Южной Сибири (Кемеровская обл., Алтайский край, Горный Алтай, Хакасия, Тува, Бурятия), а также в Казахстане. Обычно произрастает на открытых каменистых склонах, опушках лиственничных лесов, в луговых степях, по галечникам.

Многие исследователи не находят нужным отличать этот вид от *A. adsurgens* Pallas, хотя последний отличается от *A. austrosibiricus* короткими прицветниками, часто не доходящими даже до основания чашечки, и характером опушения бобов.

Oxytropis saposhnikovii Krylov

Хобдосский р-н: Баян-Улгий аймак, окрестности оз. Цаган-Нуур, петрофитная опустыненная степь. 15. 08. 1996 г. А. Ревушкин, А. Пяк, Н. Рудая.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, северные окрестности г. Ховд, по р. Буянт, солонцеватый луг. 17. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Вид произрастает в субаридных высокогорьях по каменистым склонам, моренам, в щебнистых тундрах, иногда на альпийских лугах. Ареал *O. saposhnikovii* охватывает Горный Алтай и Туву; в Монголии вид был отмечен только для Монгольского Алтая.

Geranium sibiricum L.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, берег р. Булган. 27. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Широко распространенный полусорный вид. Указанное местонахождение — одно из самых южных в Монголии.

Euphorbia potaninii Prokh.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, нижнее течение р. Шаворт, степь по ручью. 08. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов; Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, западный склон, на скалах. 12. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Субэндемик Монголии, распространенный преимущественно в западных районах (от Хобдосского р-на до Гобийского Алтая); низкогорный петрофильный вид.

Viola dissecta Ledeb.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, юго-западный склон, каменистые осыпи. 11. 08. 1998 г.; там же, полынно-кустарниковый западный склон, среди камней. 12. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Первое указание вида для Западной Монголии.

Hackelia thymifolia (DC.) Johnst. (*Eritrichium thymifolium* (DC.) Y. S. Lian et J. Q. Wang)

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, юго-восточные окрестности г. Ховд, северо-западный склон сопки, под скалами. 16. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; Ховд аймак, западное побережье оз. Хара-Ус-Нур, по сайру. 03. 09. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов.

Широко распространенный в Монголии петрофильный вид.

Thymus gobicus Tscherneva

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Дарви сомон, г. Сутай-Уул, среднее течение р. Хушет, выс. 2500 м над ур. м., на вершине гребня. 11. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

В сводке И. А. Губанова (1996) не указывается для Монгольского Алтая, хотя ранее был отмечен для гор Хан-Тайширин-Ула (Чернева, 1970; Грубов, 1982).

Hyosciamus niger L.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, сомон Дарви, ковыльковая опустыненная степь. 17. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Широко распространенный полусорный вид. Ближайшие местонахождения в Монгольском Алтае.

Asterothamnus centrali-asiaticus Novopokr.

Джунгарская Гоби: Ховд аймак, Булган сомон, окрестности заставы Ошиг, по опустыненным скалисто-щебнистым склонам мелкосопочника. 28. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева; Ховд аймак, Булган сомон, 7 км к юго-западу от заставы Ошиг, гранитный массив. 29. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

По-видимому, данные местонахождения являются самыми западными для этого вида. Они несколько обособлены от основной части ареала, занимающей территорию

Центральной Монголии и Северного Китая. По некоторым морфологическим признакам собранные экземпляры являются переходными между *A. centrali-asiaticus* и *A. fruticulosus* Novopokr. Последний вид распространен в Кашгарии, Памире, Западном Тянь-Шане, причем ареалы этих двух видов разделены Джунгарской Гоби (Новопокровский, 1950).

Cancrinia discoidea (Ledeb.) Poljak.

Котловина Больших Озер: Ховд аймак, Манхан сомон, северо-западное подножие хребта Жаргалант, песчаники. 17. 08. 1998 г. А. Ревушкин, Н. Рудая, А. Сморгов.

Вид широко распространен в южных районах Монголии. Указанный пункт является, возможно, самым северным местонахождением вида в Монголии.

Echinops gmelinii Turcz.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, среднее течение р. Хойд-Цэнхэр, петрофитная опустыненная степь в долине реки. 14. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Пустынно-степной вид, широко распространенный по всей Монголии (кроме наиболее северных районов). В Монгольский Алтай заходит по опустыненным речным долинам из Котловины Больших Озер.

Saussurea elegans Ledeb.

Монгольский Алтай: Ховд аймак, Манхан сомон, хребет Жаргалант, Гурван-Улясу-Гол, субальпийский пояс, на скалах. 16. 08. 1997 г. А. Ревушкин, Н. Рудая.

Преимущественно среднеазиатский горно-степной вид. Для Монголии (Хангай, Хобдосский р-н) ранее была отмечена только одна его разновидность — var. *nivea* Lipsch. (Грубов, 1982). Собранные нами в Монгольском Алтае экземпляры относятся к var. *tenuis* (Ledeb.) Serg.

Saussurea foliosa Ledeb.

Хобдосский р-н: Баян-Улгий аймак, перевал Дурбэт-Даба, высокогорная степь. 13. 08. 1999 г. А. Эбель, А. Сморгов, Н. Щёголева.

Ранее в Монголии вид был отмечен лишь для Монгольского Алтая.

Благодарности

Приносим благодарность коллегам за помощь в определении отдельных групп растений: К. С. Байкову (*Euphorbia*), С. Н. Выдриной (*Astragalus*), И. И. Гуреевой (папоротники), М. Н. Ломоносовой (*Chenopodiaceae*).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Семейство *Euphorbiaceae* — Молочайные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 38—58.

Величкин Э. М. *Smelowskia* C. A. Mey. (*Cruciferae*). Критический обзор и отношение к близким родам // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 153—171.

Выдрина С. Н. Род *Astragalus* // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 20—74.

Гельтман Д. В. Род *Urtica* L. (*Urticaceae*) в СССР // Новости сист. высш. раст. 1988. Т. 24. С. 68—80.

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1955. 308 с.

Грубов В. И. Сем. *Chenopodiaceae* Less. // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1966. Вып. 2. 135 с.

Грубов В. И. Сем. *Urticaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1979. Вып. 9. С. 69—73.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 444 с.
Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.
Камелин Р. В., Губанов И. А., Дариймаа Ш. Дополнение к флоре Монголии // Бюл. МОИП. 1985. Т. 90. № 5. С. 112—118.
Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Т. 7. С. 1449—1817.
Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Т. 11. С. 2629—3070.
Новопокровский И. В. Астеротамнус — *Asterothamnus* Novopokr. — новый род семейства сложноцветных из Центральной Азии // Бот. материалы герб. БИН АН СССР. 1950. Т. 13. С. 330—349.
Положий А. В. Род *Oxytropis* // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 74—151.
Сухоруков А. П. О новом для флоры Сибири виде рода *Chenopodium* L. (*Chenopodiaceae*) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 2000.
Флора СССР. Род *Astragalus* L. / А. Г. Борисова, Н. Ф. Гончаров и др. М.; Л., 1946. Т. 12. 918 с.
Цвелев Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1979. Т. 15. С. 128—142.
Чернева О. В. Сем. *Labiatae* Juss. // Растения Центральной Азии. *Verbenaceae — Scrophulariaceae.* М.; Л., 1970. Вып. 5. С. 9—95.
Шмаков А. И. Конспект папоротников Алтая // Флора и растительность Алтая / Тр. Южносиб. Бот. сада. Барнаул, 1996. Т. 2. С. 25—52.
Эбель А. Л. Семейство крестоцветные (*Brassicaceae* Burnett) во флоре Горного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1999. 23 с.

Томский государственный университет
Получено 20 XII 2000

SUMMARY

The data on 12 species of flowering plants new for the Mongolia and on 40 species (five ferns and 35 of flowering plants) new for some of its botanico-geographic regions (Mongolian Altai, Depression of Great Lakes, Dzungarian Gobi, Khobdo) are given.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© А. Е. Катенин

ПАМЯТИ БОРИСА НИКОЛАЕВИЧА НОРИНА (16.12.1924—31.08.2000)[1]

A. E. KATENIN. IN MEMORIAM: BORIS NIKOLAEVITCH NORIN (16.12.1924—31.08.2000)

От редакции. Борис Николаевич Норин был не только известным ученым и замечательным человеком. Он много сил и времени отдал «Ботаническому журналу». Светлая память о нем сохранится в памяти и сердцах его коллег.

В августе 1955 г. мне посчастливилось принять участие в экспедиции на Тазовский п-ов, возглавляемой Б. Н. Нориным. В то время Б. Н. был аспирантом Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Этой поездкой он завершал сборы материалов для своей диссертации, посвященной особенностям семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре этого района (Норин, 1956).



На меня произвела большое впечатление суровость быта нашей небольшой группы, состоявшей из 3 человек. Это объяснялось главным образом тем, что к месту работы в среднем течении р. Ныды наша лодка была отбуксирована моторной лодкой. После завершения работ мы на веслах спустились к пос. Ныда в устье реки.

Одним из результатов этой поездки было то, что в следующем, 1956 г., Б. Н. пригласил меня принять участие в более продолжительной, интересной и опасной лодочной экспедиции в низовье р. Лены. В этой поездке принимали участие Б. Н. Норин (руководитель), В. В. Петровский, В. С. Штепа и А. Е. Катенин. Целью поездки было изучение закономерностей перехода тайги в безлесную тундру в нижнем течении р. Лены.

В течение месяца мы проплыли на веслах около 200 км и сделали 5 остановок в наиболее интересных местах для детального изучения флоры и растительности горных, реже равнинных лесов, редколесий и тундр.

Наш маршрут был закончен на о-ве Тит-Ары (Лиственничный о-в), где, как считалось, до Отечественной войны располагалось самое северное в низовье Лены место произрастания лиственничных редколесий.

В этой поездке проявились организаторские способности Б. Н. и его житейский опыт. Он был самым старшим из нас и участвовал в Отечественной войне в саперных войсках.

[1] Библиография научных трудов Б. Н. Норина опубликована в «Ботаническом журнале», № 11, 1994.

Изучение северной границы леса в низовье р. Лены продолжалось в 1957 и 1958 гг. Борисом Николаевичем и В. В. Петровским.

Позже в Лаборатории Крайнего Севера возникла идея организации многолетних стационарных исследований в лесотундре. Составление программы и руководство исследованиями возлагалось на Б. Н. Норина.

В 1960 г. Б. Н. Норин и В. В. Петровский совершили поездку по Большеземельской тундре с целью выбора места для расположения стационара. Они остановились на северо-западных окрестностях железнодорожной станции Сивая Маска, в 100 км к югу от г. Воркуты. Здесь на протяжении 6—10 км наблюдался переход от северотаежных еловых лесов к еловым и березовым редколесьям и рединам и к безлесной тундре. В течение 5 лет на территории стационара был проведен целый комплекс ботанических и почвоведческих исследований. В работе на стационаре принимали участие почти все сотрудники Лаборатории Крайнего Севера БИН, студенты биофака и геофака Ленинградского государственного университета, сотрудники других научных учреждений. Было проведено изучение флоры сосудистых и споровых растений (включая грибы), изучены растительность и почвы эталонных участков растительного покрова, охарактеризован микроклимат этих участков. Изучалась морфология, биология, экология и физиология доминирующих растений стационара. Геоботаниками тундроведами и болотоведами были изучены лесные, редколесные, тундровые и болотные сообщества. Почвоведы детально изучили типы почв и почвенный покров стационара. Были составлены крупномасштабные карты растительности и почв с использованием аэрофотоснимков на всю территорию стационара — полосу шириной 3 км и длиной более 6 км.

На территории базы стационара постоянно функционировали 2 лабораторных домика, до 5 индивидуальных и коллективных палаток, палатка-кухня и палатка-столовая. На базе работал бензиновый электрогенератор, для радиоприемника была сооружена антенна на высоких столбах. В первые годы на стационаре был автомобиль-вездеход для связи с пос. Сивая Маска, расположенным в 6 км от базы.

Результаты исследовательской работы на стационаре помимо многочисленных статей были изложены в 2 коллективных монографиях (Экология..., 1970; Почвы..., 1972) и монографии Б. Н. Норина (1979).

Здесь, на Сивомаскинском стационаре, у Б. Н. Норина сформировались представления о системе организации научных работ на стационарах, о круге вопросов, подлежащих изучению на лесотундровых стационарах, и наборе специалистов для их разрешения. Здесь также сложились планы дальнейших работ в наиболее интересных и проблемных местах лесотундры России, подлежащих первоочередному изучению.

В последующие годы Борис Николаевич успешно реализовал эти планы, проведя многолетние стационарные исследования на самом северном в мире лесном о-ве Ары-Мас и в горной лесотундре в окрестностях г. Норильска.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Норин Б. Н. Особенности семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре Обско-Тазовского полуострова: Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 22 с.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. Л., 1972. Ч. 2. 336 с.

Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. Л., 1970. Ч. 1. 335 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XI 2000

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.25 : 582.29 : 582.26 : 582.32

Сборник «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность»: Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Санкт-Петербург, 2000. 559 с.

L. V. BARDUNOV. «MYCOLOGY AND CRYPTOGAMIC BOTANY IN RUSSIA: TRADITIONS AND PRESENT DAY». PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE DEVOTED TO 100th ANNIVERSARY OF INVESTIGATIONS ON MYCOLOGY AND CRYPTOGAMIC BOTANY IN V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE RAS. St. PETERSBURG, 2000. 559 p.

Столетнему юбилею организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН была посвящена прошедшая в апреле 2000 г. Международная научная конференция. Материалы конференции (более 250 статей) опубликованы в рассматриваемом сборнике.

Сборник состоит из 2 частей. Первая посвящена истории развития микологии и криптогамной ботаники в БИН, вторая (значительно более объемистая) представляет работы, посвященные изучению грибов, лишайников, водорослей и мохообразных на территории России и в сопредельных странах. Статьи сгруппированы по объектам исследований.

В 1-й части содержится 4 статьи. Они посвящены истории микологии и фитопатологии (автор М. А. Бондарцева), истории лихенологических (Н. С. Голубкова). альгологических (К. Л. Виноградова) и бриологических (О. М. Афонина) исследований. Все статьи очень обстоятельны, содержат массу интереснейших сведений, в том числе биографического характера о наиболее крупных микологах и криптогамистах.

Основная масса статей, сгруппированных по 4 специальностям, помещена во 2-й части. Количественное распределение статей таково: микология — 128 статей, лихенология — 42, альгология — 55 и бриология — 25. Это соотношение более или менее точно отражает соотношение специалистов в данных областях — резко преобладают микологи и меньше всего бриологов, а что касается лихенологов и альгологов, то они занимают промежуточное положение.

Обращают на себя внимание множество географических пунктов, где живут и работают микологи и криптогамисты, широта тематики, обилие новых имен. Исследования миколого-криптогамического направления охватывают практически всю территорию России, почти во всех крупных регионах есть свои кадры.

Статьи очень различны, и различны прежде всего по решаемым задачам. Иногда это очень частное исследование, не претендующее на сколько-нибудь широкое обобщение, рассматривающее узкие вопросы, основанное на небольшом фактическом материале, например одно семейство лишайников на верховых болотах Калининградской обл. (Д. Е. Петренко) или лишайники одного памятника природы в Якутии (Ю. В. Рыкова). Иногда, напротив, статьи освещают результаты многолетних исследований, основаны на огромной фактологической базе и характеризуются широкой постановкой вопроса, например агариковые грибы или сем. *Dematiaceae* (грибы) всего российского Дальнего Востока. Автор первой статьи Е. М. Булах, второй — Л. Н. Егорова.

Подавляющее большинство статей отличает актуальность поставленной задачи. современный уровень ее решения. Освещены вопросы и фундаментального и при-

кладного характера. Успешно и глубоко разрабатываются вопросы систематики, региональной флористики, географии, сохранения разнообразия, экологии грибов и криптогамных растений. Рассматриваются и вопросы физиолого-биохимического плана (главным образом в отношении лишайников и грибов). Хотя, строго говоря, они уже выходят за рамки ботаники, тем не менее в сборнике соответствующие статьи не выглядят инородным телом, они вполне естественно дополняют чисто ботанические материалы.

Общее впечатление от сборника — микология и криптогамная ботаника России на подъеме. И в этом заслуга того подразделения БИН, которое микологи и криптогамисты привыкли называть Споровым отделом.

© *Л. В. Бардунов*

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
Иркутск

Получено 14 XI 2000

УДК 019.941 : 002.01

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

Ю. П. Федотов. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (флора и растительность). Брянск, 1999. 106 с.

T. K. YOURKOVSKAYA. *Yu. P. FEDOTOV.* THE MIRES OF «BRYANSKIJ LES» NATURE RESERVE AND NERUSSO-DESNYANSKI POLESIE (FLORA AND VEGETATION). BRYANSK, 1999. 106 p.

Рассматриваемая работа представляет собой небольшую региональную монографию о флоре и растительности болот территории на юго-западе России, расположенной в пределах Восточноевропейской провинции области широколиственных лесов. Болота и заболоченные земли занимают в регионе около 15 % территории.

Основное содержание книги составляет анализ флоры и растительности. Ему предшествует краткое описание морфогенетических типов болотных массивов: пойменные, пойменно-притеррасные, котловинные и т. д., которые отличаются не только по условиям залегания, но также по характеру образования, гидрологическому режиму, растительному покрову. Характеристика каждого типа болотного массива сопровождается крупномасштабной картосхемой растительности и эколого-топографическим профилем, которые характеризуют структуру растительного покрова и характер подстилающих отложений (торф, аллювий и т. д.). К сожалению, на схемах не использованы возможности масштаба; картируемые единицы эмпирические, большей частью это предварительные (данные в поле) названия сообществ и лишь иногда названия синтаксономических единиц или их групп, описанию которых посвящена основная часть книги. Не всегда ясны границы болотного массива на схеме, иногда они просто отсутствуют. Так на схеме пойменного болота (рис. 3) не ясно, включены ли «луга» и ивняки в этот тип болотного массива. Основная часть монографии посвящена растительности и флоре болот региона. Неруссо-Деснянское Полесье имеет развитую сеть особо охраняемых природных территорий, центром которой является заповедник «Брянский лес». Это обеспечило изучение флоры и растительности естественных местообитаний и подняло значение проведенного анализа до уровня эталона для области широколиственных лесов, растительность которой в целом сильно трансформирована. Флористический анализ автор, следуя Б. А. Юрцеву (1968),[1] оценивает как составную часть анализа растительности. Ю. П. Федотов рассматривает таксономическую, географическую и ценотическую структуры флоры.

[1] Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Этот раздел работы содержит большой фактический материал, особенно ценен и интересен анализ ценофлор. Введенное автором понятие о «верных видах болот», объединяющее 3 группы видов: имеющие оптимальное развитие на болотах; предпочитающие болота, но иногда растущие в других местообитаниях; облигатные для болот виды; — дало возможность взглянуть по-новому на специфичность болотной флоры. Автор впервые количественно показал, что широтный спектр болотной флоры в зоне широколиственных лесов в сравнении с флорой болот тайги более южный, позиции бореальных геоэлементов во флоре болот региона ослабевают (всего 37 %). В свое время мною подчеркивалась эта тенденция при анализе широтной дифференциации травяных болот (Юрковская, 1992). Но это было сделано мной, скорее, интуитивно. Количественные закономерности впервые находим в данной работе Федотова. И единственные замечания к этому разделу перекликаются с замечаниями к картосхемам. Анализ ценофлор проведен по единицам, не вполне соответствующим категориям, принятым в классификации Браун-Бланке, используемой автором в дальнейшем.

Синтаксономическая часть работы — наиболее крупная по объему. Она дает полное представление о составе болотной растительности, принятой в системе Браун-Бланке. Все выделенные ассоциации сопровождаются таблицами, поэтому читатель получает очень ясное представление об объеме выделенных единиц. Для каждой ассоциации дана подробная характеристика структуры (морфологии), положения в системе классификации и сукцессионные связи (синсистематика), отмечены ландшафтные, экологические и географические особенности и охранный статус. Для оценки экотопа приведены сведения о солевом режиме почв, богатстве азотом и кислородом.

Обсуждая преимущества системы Браун-Бланке, автор особенно подчеркивает экологичность и географичность выделяемых классификационных единиц. С последним трудно согласиться. Доказательством этому служит хотя бы то, что автор не сумел использовать выделенные им единицы при картировании. Ассоциации в этой системе имеют очень большой и неоднородный географический объем. Для этого достаточно посмотреть на табл. 17 в данной книге. Многие ассоциации, особенно в классе Scheuchzerio-Caricetea nigrae имеют очень широкий экологический ареал. Сообщества, относимые к одной ассоциации (например, Caricetum limosae), могут встречаться от крайне олиготрофных (дистрофных) местообитаний на верховых болотах до мезоевтрофных (на аапа болотах). Однако эти последние замечания относятся не к работе Федотова, а к системе классификации по Браун-Бланке.

Заканчивается книга оценкой современного состояния болот и обсуждением вопросов их охраны. Приятно отметить, что книга написана научным сотрудником заповедника.

В целом книга несомненно должна привлечь внимание ботаников и географов. Она дает цельное представление о флоре и растительности болот, а также природе этого уникального и в то же время типичного региона Восточноевропейской провинции широколиственных лесов.

© Т. К. Юрковская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 2000

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100)

© М. А. Бондарцева, В. М. Лосицкая

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 100-ЛЕТИЮ ОРГАНИЗАЦИИ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО МИКОЛОГИИ И СПОРОВЫМ РАСТЕНИЯМ В РОССИИ («МИКОЛОГИЯ И КРИПТОГАМНАЯ БОТАНИКА В РОССИИ: ТРАДИЦИИ И СОВРЕМЕННОСТЬ»: САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 24—28 АПРЕЛЯ 2000)

M. A. BONDARTSEVA, V. M. LOSITSKAYA. INTERNATIONAL CONFERENCE DEVOTED TO 100th ANNIVERSARY OF INVESTIGATIONS ON MYCOLOGY AND CRYPTOGAMIC BOTANY IN RUSSIA (MYCOLOGY AND CRYPTOGAMIC BOTANY IN RUSSIA: TRADITIONS AND PRESENT DAY. St. PETERSBURG, APRIL 24—28, 2000)

В апреле 2000 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН состоялась Международная научная конференция, посвященная 100-летию организации исследований по микологии и споровым растениям. Эта дата служит поводом, чтобы оценить прошлое микологии и криптогамной ботаники в России, рассмотреть ее настоящее и выявить перспективы на новое тысячелетие. Первые сведения о грибах и споровых растениях России появились еще в конце XVIII в. Тогда же были заложены основы научных коллекций грибов и низших растений в БИН (до 1917 г. — Императорский ботанический сад Петра Великого). Однако только выделение в 1898 г. в административной структуре Императорского ботанического сада Гербария споровых растений положило начало планомерным исследованиям по всем группам криптогамных организмов. Первым заведующим Гербарием споровых растений был замечательный ученый А. А. Еленкин — ботаник широкого профиля, оставивший яркий след в изучении всех групп споровых растений и грибов. Его научной эрудиции, разносторонним интересам и выдающимся организаторским способностям российская наука обязана быстрому и одновременному становлению микологии, альгологии, лихенологии и бриологии. Организация в 1901 г. при Императорском ботаническом саде Центральной фитопатологической станции, в задачи которой наряду с фитопатологическими вопросами входило изучение микобиоты России, ускорило этот процесс. Активная деятельность сотрудников Гербария споровых растений и Центральной фитопатологической станции способствовала развитию и координации исследований по грибам и споровым растениям по всей России. Поэтому конец XIX—начало XX в. считаются исходным периодом становления этих наук не только в БИН, но и в стране в целом.

Конференция была организована БИН РАН с участием петербургского отделения Русского ботанического общества (председатель оргкомитета — **М. А. Бондарцева,** секретарь — **В. М. Лосицкая**). В работе конференции приняли участие свыше 170 специалистов по микологии, альгологии, лихенологии и бриологии из России, Азербайджана, Белоруссии, Казахстана, Латвии, Украины, Эстонии, а также Великобритании, Италии, Монголии, Турции. Не смогли приехать, но прислали свои сообщения ученые из Армении, Болгарии, Киргизии, Литвы. В качестве соавторов совместных докладов выступали представители Дании, США, Финляндии. Таким образом, состав конференции в целом отражает современное состояние наук о споровых организмах в разных регионах России и некоторых странах СНГ и дает

представление о научных связях, активности и материальных возможностях ученых. Материалы конференции были опубликованы в сборнике статей, распространенном на первом же заседании (Микология и криптогамная ботаника..., 2000).

Развернутая в библиотеке БИН РАН ретроспективная выставка книжных и журнальных изданий Ботанического института по грибам и споровым растениям за 100 лет, а также стенды с фотографиями, отражающими разные этапы деятельности микологов и криптогамистов Ботанического института, дополнили программу работы конференции.

Первое пленарное заседание было посвящено истории становления и развития микологии, лихенологии, альгологии и бриологии в России. Вниманию участников конференции были предложены доклады **М. А. Бондарцевой** «Исследования по микологии и фитопатологии в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН: итоги и перспективы», **Н. С. Голубковой** «Лихенологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН в XX столетии», **К. Л. Виноградовой** «Альгологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН» и **О. М. Афониной** «Становление и развитие бриологии в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН». В докладах были отражены основные достижения ученых Ботанического института за 100 лет, их влияние на развитие исследований в стране и значение в мировой биологии.

На втором пленарном заседании были заслушаны проблемные доклады. В докладе **Д. Минтера** (**D. Minter,** Great Britain) «Great Mycological Herbaria of the World: Scientific and applied significance and modern methods of conservation» была дана общая характеристика основных микологических коллекций. Автор подчеркнул, что Гербарий Ботанического института входит в десятку наиболее крупных и представительных гербариев мира, что налагает особую ответственность за его сохранность и поддержание на должном уровне. И. В. Каратыгин, излагая «Современные представления о происхождении грибов», дал оценку существующим системам макротаксонов грибов и принципам их выделения. **С. А. Булат** в докладе «Молекулярная систематика и таксономия грибов: применение методологии» проанализировал молекулярные подходы в систематике грибных таксонов различного уровня. Выступления **Н. А. Константиновой** «Место российской бриологии в современной науке и перспективы развития в начале третьего тысячелетия» и **А. А. Заварзина** «Перспективы развития лихенологических исследований» были посвящены анализу современного состояния соответствующих наук.

Основная работа конференции проводилась в рамках 4 секций — микологии, лихенологии, альгологии и бриологии.

Микологи составляли половину участников конференции. Для публикации в сборнике ими было представлено 128 статей. Всего микологи выступили с 48 устными докладами: с 4 — на пленарных заседаниях и с 44 на секции микологии. Несколько докладчиков не смогли приехать, однако освободившееся время было занято другими участниками, пожелавшими поделиться результатами своих исследований. Каждое заседание было посвящено определенной теме, что облегчило дискуссию.

На 1-м заседании «Микологические гербарии и коллекции живых культур: документация биологического разнообразия планеты. Инвентаризация, хранение, поддержание, перспективы развития» микологический гербарий БИН РАН был подробно охарактеризован в докладе **А. Е. Коваленко** («Микологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE)») с дополнениями **В. А. Мельника** о разделе целомицетов. В докладе **И. А. Дудки** и **В. П. Исикова** освещена роль российских ученых в создании микологической коллекции Никитского ботанического сада на Украине. В то же время доклад **Э. Пармасто** и **И. Пармасто** (**E. Parmasto, I. Parmasto.** Fungi from Russia in the herbarium of the Institute of Zoology and Botany of the Estonian Agricultural University) явился иллюстрацией того, как путешествия микологов из республик СССР по различным регионам Советского Союза пополнили как национальные коллекции, так и гербарий грибов Ботанического института. В докладе **Н. В. Беловой** «Славное прошлое и

трудное настоящее Коллекции культур базидиомицетов БИН РАН» обозначены проблемы, затрудняющие сохранение коллекции культур грибов Ботанического института. Из докладов **Б. В. Громова, К. А. Мамкаевой** и **А. В. Плющ** выяснилось, что микробиологи С.-Петербургского университета, поддерживающие коллекции водорослей, активно изучают также хитридиомицеты, поражающие водоросли в культуре.

На заседании «Биота и систематика грибов: традиционные и современные методы исследования» по методическим аспектам систематики выступили: **А. Райтвийр** (**A. Raitviir, K. Leenurm.** The ascus apical apparatus and the taxonomy of the *Hyaloscyphaceae* (*Helotiales, Ascomycetes*)), **И. А. Алехина** (**I. A. Alekhina, T. Yli-Mattila, S. A. Bulat.** Delineation of *Fusarium* section *Sporotrichiella* strains into natural groups by means of UP-PCR cross blot hybridization assay) и **Е. Б. Яковлев** (О возможностях уточнения систематического положения некоторых видов высших грибов по их связям с насекомыми-олигофагами). Впервые на российской конференции были заслушаны доклады турецких ученых (**E. Huseinov, F. Selcuk.** The phyllotroph micromycetes on forest plants on the Black Sea coast of Turkey (Rize Province); **F. Selcuk.** The mushrooms of Sivas province (Turkey)).

На заседании «Экология и география грибов в естественных и антропогенных экосистемах» теоретический характер носило выступление **В. Г. Стороженко** «Экологические аспекты формирования комплексов биотрофных базидиомицетов в лесах еловых формаций». Об итогах многолетних исследований доложили в своих докладах **В. А. Мухин, Х. Котиранта, Х. Кнудсен, П. Корфиксен** о ксилотрофных базидомицетах гипоарктических лесов Средней Сибири; **Ю. К. Новожилов** — об экологии и географии миксомицетов (*Myxomycetes*); **Л. Г. Переведенцева** — о трофической структуре агарикоидных грибов в условиях Пермской области.

На заседании «Биологическое повреждение материалов и болезни растений — пути адаптации грибов к субстратам» в обобщающем докладе **Ю. Т. Дьякова** «Традиции и современность в изучении фитопатогенных грибов» рассмотрены механизмы и формы адаптации фитопатогенных грибов к питающим растениям. О результатах изучения микроэволюции распространенного биотрофа *Puccinia graminis* доложила **С. Н. Лекомцева.** С докладом «Микоповреждения: возникновение и становление проблемы» выступила **Ю. П. Нюкша.** Итальянская гостья д-р **А. Монтемартини** (**A. Montemartini.** Deterioration of books and maps by fungi) познакомила слушателей с методами отбора проб и определения грибов на книгах и документах, применяемыми в Италии. Было уделено внимание также докладам по техногенному загрязнению почв.

Специальное заседание было посвящено обсуждению 24 стендовых докладов, где участники конференции имели возможность в кратких устных сообщениях охарактеризовать свою работу и ответить на вопросы слушателей. Заседание плавно переросло в общую дискуссию и обсуждение резолюции.

По секции альгологии было опубликовано 55 статей. На 3 секционных заседаниях было заслушано 26 докладов, ряд работ были представлены как стендовые доклады на постерной сессии. Проблемы систематики различных групп водорослей были подняты в докладах **О. В. Гавриловой** (Проблемы систематики хлорококковых водорослей), **П. М. Царенко** (Гомологические ряды в систематике рода *Scenedesmus* Meyen (*Chlorophyta*)), а также **Е. Г. Островской** и **О. В. Гавриловой** (Подходы к оценке значимости морфологических признаков в систематике рода *Stichococcus* Nageli). Почти половина представленных материалов посвящена флоре водорослей различных типов местообитаний (пресноводных водоемов, морских бухт, почвенных ценозов и т. д.) в отдельных регионах, причем обычно изучались конкретные систематические группы (синезеленые, диатомовые и т. д.). Значительное место в исследованиях альгологов занимают экологические вопросы, в том числе по загрязнению водоемов и почв (**М. В. Гецен** «Криптогамные растения и структурно-функциональная организация фитоценозов Большеземельской тундры: традиции и современные тенденции»; **А. И. Фазлутдинова** «Почвенные диатомовые водоросли засо-

ленных местообитаний», **О. Б. Максимова** «Отдельные размерные фракции фитопланктона в образовании органического вещества на литорали Выборгского залива» и др.). Некоторые работы касались индикационных свойств водорослей, особенно в загрязненных водоемах. Часть исследований посвящена изучению одноклеточных водорослей в культуре, довольно много работ по физиологии. По-видимому, электронно-микроскопическая характеристика водорослей оказалась практически более значимой, чем это имело место у грибов, поэтому представлено несколько сообщений, где этот метод используется в таксономических целях.

Из 42 статей, присланных лихенологами на конференцию, 17 были заслушаны в виде устных докладов. Специальное заседание было организовано для обсуждения стендовых докладов и общих проблем развития лихенологии. На первом заседании, посвященном систематике, с докладами выступили **А. Н. Титов** (Семейство *Mycocaliciaceae* в Евразиатской Голарктике), **Г. П. Урбанавичюс** (Лишайники рода *Toninia* Massal. в России) и **М. П. Андреев** (Эпилитные лецидеоидные лишайники сем. *Lecanoraceae* России). 2 заседания были посвящены вопросам биоразнообразия лишайников в различных регионах России и еще 2 — вопросам экологии лишайников в городах, а также на загрязненных или подверженных неблагоприятным воздействиям местообитаниях (например, доклад **Н. А. Новикова** о влиянии низовых пожаров на лишайниковые сообщества). В целом представленные работы показывают, что лихенологи России и стран СНГ занимаются проблемами флоры, географии, экологии, систематики, физиологии, состоянием гербариев, а также вопросами загрязнения различных территорий, индикационных свойств лишайников и их охраны. Как и у других криптогамистов, флористические работы здесь преобладают, а экологические часто имеют оттенок индикационных. Чисто систематических работ также очень мало.

Печатные материалы секции бриологии представлены 25 статьями. Флористике посвящено 13, систематике отдельных групп — 3, вопросам экологии и географии — 6 работ. Одна статья носит общий характер и одна посвящена гербарию. Фактически все приехавшие бриологи получили возможность доложить свои сообщения. На заседаниях секции выступили 22 докладчика, кроме того, был организован «круглый стол» для обсуждения 2-го издания списка мохообразных территории бывшего СССР. По вопросам систематики и эволюции различных групп мохообразных выступили **А. Д. Потемкин** и **М. С. Игнатов,** географии мохообразных — **М. С. Игнатов, О. М. Афонина, Н. А. Константинова, С. А. Цветкова,** по флористическому изучению бриофитов Латвии и вопросам гербаризации — **А. А. Аболинь.** Остальные доклады были связаны с результатами изучения бриофлоры отдельных регионов России и некоторыми проблемами экологии.

По итогам конференции становится очевидным, что по всем группам имеет место сокращение работ по систематике. Изучение биоразнообразия грибов и споровых растений России остается ведущим направлением отчасти в силу сохраняющейся актуальности (соотношение размеров территории и количества специалистов объясняет затянувшийся период даже первичного обследования), отчасти же ввиду невозможности проводить популярные сейчас молекулярно-генетические исследования на дорогостоящем оборудовании. Сокращение средств на экспедиции привело к тому, что обследуются географически ближайшие к научным центрам регионы, поэтому опять остаются изрядные «белые пятна».

На заключительном пленарном заседании конференции была принята резолюция. Участники отметили славные достижения отечественной науки за 100 лет ее развития, выдающийся вклад российских микологов и криптогамистов в мировую науку, в изучение микобиоты и флоры споровых растений России, стран СНГ и Балтии, в решении важных теоретических вопросов и подготовку кадров. Было одобрено продолжение крупных многолетних проектов, касающихся изучения биоразнообразия грибов и споровых растений России. Прежде всего это серии «Определитель лишайников России», который близится к завершению, «Определитель грибов России», «Определитель пресноводных водорослей России» и др. Существенное значение

имеют региональные списки или конспекты видов крупных таксономических групп, а также базы данных, особенно по гербарию грибов Ботанического института. Большое значение имеют природоохранные программы, в частности подготовка списков охраняемых видов грибов и споровых растений, в которых специалисты БИН и России активно участвуют.

В числе проблем, которые предстоит решить микологам и криптогамистам России, указывается на сокращение числа работ по систематике, особенно крупных таксонов, ввиду недостаточной материальной базы. В резолюции отмечена международная ценность Гербария Ботанического института и подчеркнута необходимость его финансовой и кадровой поддержки как национального достояния. В то же время региональные гербарии являются основой при изучении биоразнообразия грибов и споровых растений регионов и всей России и поэтому также нуждаются в обеспечении ресурсами. Специальный пункт посвящен коллекциям чистых культур грибов и водорослей как одной из форм сохранения и документации биоразнообразия. В резолюции указано на необходимость подготовки кадров с последующим целевым использованием и на важность пропаганды знаний о грибах и споровых растениях. Особо отмечена значимость изучения водорослей севера России как одного из важных компонентов общей программы по освоению региона. Конференция выразила поддержку ботаникам Белоруссии в составлении фундаментальной сводки «Флора Беларуси», одним из разделов которой являются мохообразные.

Оргкомитет от имени участников выразил благодарность Российскому фонду фундаментальных исследований, Русскому ботаническому обществу, программе «Дарвиновская инициатива», С.-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии и, конечно, дирекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за поддержку конференции.

Нарушение традиционных связей микологов и криптогамистов привело к дезинтеграции работ не только для организаций, оказавшихся по разные стороны государственных границ, но и для российских научных учреждений. Между тем конференция продемонстрировала целесообразность таких связей, особенно в деле подготовки и повышения квалификации молодых специалистов. Выступления на заседаниях секций, оживленная дискуссия при обсуждении стендовых докладов, встречи в неформальной обстановке способствовали восстановлению старых и возникновению новых контактов, чем с особенным энтузиазмом воспользовались молодые специалисты из различных регионов России и других стран — участниц конференции. Думается, что это и было самым важным ее итогом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность // Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в БИН РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000). СПб., 2000. 559 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: mycota@IZ6284.spb.edu

Получено 13 XI 2000

УДК 06.053 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 5

© Б. А. Юрцев, Н. В. Абрамов, И. Б. Кучеров,
О. В. Ребристая

II ШКОЛА-СЕМИНАР ПО СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ (11—15 СЕНТЯБРЯ 2000 г., НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК «МАРИЙ ЧОДРА»)

B. A. YURTSEV, N. V. ABRAMOV, I. B. KUCHEROV, O. V. REBRISTAYA. II WORKSHOP-SEMINAR ON COMPARATIVE FLORISTICS (SEPT. 11—15, 2000, «MARYI CHODRAH» NATIONAL PARK)

Сравнительная флористика сохраняет свой высокий потенциал; наметился существенный приток молодых ученых-флористов из вузов, заповедников, экологических центров. Поэтому так важна передача опыта старшего поколения исследователей молодым. Обмен идеями и опытом был особенно важен в преддверии 2001 г. — Международного года наблюдений за биоразнообразием на территории Северной Евразии. 11—15 сентября 2000 г. в национальном парке «Марий Чодра» (Республика Марий Эл) была проведена II Школа-семинар по сравнительной флористике. Она была организована Секцией флоры и растительности Русского ботанического общества (РБО) совместно с Научно-исследовательским сектором и кафедрой ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета (МарГУ, г. Йошкар-Ола). Сотрудники последнего взяли на себя непосредственные заботы по подготовке и проведению Школы. Университетом был получен грант по Федеральной целевой программе (ФЦП) «Интеграция» на проведение Школы-семинара. В последней участвовали 23 человека, в том числе из Йошкар-Олы — 5, из С.-Петербурга и Казани — по 3, из Москвы — 2 (они же сотрудники Таймырского заповедника), из Сыктывкара и национального парка «Марий Чодра» — по 2, из Киева (Украина), Ижевска, Иркутска, Новосибирска, Кирова, Брянска — по 1. В числе участников были 4 доктора и 16 кандидатов биологических наук. Значительную часть аудитории составляла научная молодежь (научные сотрудники и аспиранты). На Школе были заслушаны 18 докладов, в том числе 3 заказные лекции — **Б. А. Юрцева** (Петербург), **Я. П. Дидуха** (Киев) и **Л. И. Малышева** (Новосибирск) (зачитана **Н. В. Глотовым**). Обсуждение докладов имело характер свободной конструктивной творческой дискуссии при высокой заинтересованности всех участников. Успеху Школы-семинара способствовало проведение двух ботанических экскурсий по территории национального парка «Марий Чодра».

12 сентября на пленарном заседании Школы-семинара была заслушана лекция д. б. н. проф. **Б. А. Юрцева** (БИН РАН) «Перспективы развития сравнительной флористики в России на рубеже XXI века». Докладчик отметил, что основные тенденции развития флористики в новом столетии будут продолжать направления, обозначившиеся в конце XX в. Среди них можно отметить: существенное повышение плотности флористической информации (закрытие «белых пятен», переход к регулярному учету биоразнообразия (БР) растительного мира); все более широкое применение передовых информационных технологий, в том числе географических информационных систем (ГИС), при флористическом и ботанико-географическом районировании; создание глобальной многоуровневой системы баз данных; создание сети пунктов долгосрочного мониторинга БР на уровне локальных (ЛФ) и парциальных (ПФ) флор; вовлечение в типологический анализ флор сложных (в том числе структурно-функциональных) признаков; тесное взаимодействие флорогенетики с другими дисциплинами геоисторического цикла при восстановлении истории растительного покрова; углубление исследований синантропизации флоры.

В проблемном докладе д. б. н. проф. **Л. И. Малышева** (Центральный Сибирский ботанический сад (ЦСБС) СО РАН) «Синдромы в сравнительной флористике» внимание автора было сосредоточено на общеупотребительных и потому неосознанных неточностях и ошибках во флористической методологии. В качестве таковых рассматриваются следующие.

1. «Синдром» неравенства территории сравниваемых флор. По мнению автора, сравнительную оценку флористического богатства сопоставляемых территорий можно проводить только при пересчете на стандартную площадь размером не ниже репрезентативной. При пересчете необходимо учитывать градиент пространственного разнообразия флоры, определяемый по уравнению регрессии; наиболее корректна для этих целей формула Аррениуса.

2. «Синдром» неравновеликости флористических списков при сопоставлениях. Для его преодоления автор призывает при флористическом районировании использовать индексы Отиаи (Ochiai), Сокэла и Снита (Soskal & Sneath), φ(Фи) либо коэффициент гомогенности объединенных флор, вычисляемый по каноническому уравнению Престона.

3. «Синдром» недостаточной информативности таксономических спектров флор. По мнению автора, необходимо сравнивать не спектры ведущих таксонов, но только полные таксономические списки; вместо ранжированных параметров таксонов следует учитывать весовые (например, в промилле от общего числа таксонов подчиненного ранга); для сопоставлений регионального либо провинциального уровня допустимо использовать лишь родо-семейственный и родовидовой спектры.

В докладе **Н. В. Абрамова** (МарГУ) «Основные итоги изучения флоры Республики Марий Эл» изложены результаты многолетних исследований автора. Интерес представляет доказанная автором значимость древней долины Волги как границы между Среднеевропейской (неморальной) и Евросибирской (бореальной) областями.

В докладе **О. В. Ребристой** (БИН РАН) «Различия зональных и экологических позиций видов в граничащих друг с другом регионах Арктики» приведены результаты сравнения флор востока Большеземельской тундры, Ямала, Тазовского п-ова, Гыдана и Таймыра. У многих сосудистых растений при переходе от региона к региону выявились значительные различия в приуроченности к подзонам и к конкретным типам экотопов. Региональные (географические) популяции одного и того же вида (при сходном морфотипе) вследствие действия лито-эдафических факторов, а также факторов континентальности/океаничности климата могут существенно различаться отношением к теплообеспеченности вегетационного периода (зональность). Такое различие в поведении местных популяций связано как с современными условиями их существования (климатическими, экотопическими и ценотическими), так и с палеогеографией и с историей формирования флор.

В прениях отмечалось, что в случае подобных различий вид не может служить константой при разграничении зон (подзон) либо при флористическом районировании. Диверсификация популяций и расширение/сужение амплитуды сочетаемости видов являются одними из важнейших модусов флорогенеза при крупных климатических переменах. При этом заселение новых (в случае Ямала — освободившихся при отступлении моря) территорий путем заноса диаспор более вероятно, чем передача новообразований на большие расстояния путем панмиксии (нулевая гипотеза для проверки методами популяционной генетики). Эти мысли прозвучали в выступлениях **Б. А. Юрцева, Н. В. Глотова,** в докладе **И. Б. Кучерова.**

В докладе **Е. Б.** и **И. Н. Поспеловых** (Таймырский государственный биосферный заповедник) «Повторная инвентаризация флоры низовий р. Бикады (Яму-Неры) — опыт долгосрочного мониторинга локальной арктической флоры» приведены результаты проведенной в 1999 г. ревизии конкретной флоры (КФ) низовий р. Бикады (Яму-Неры), впервые выявленной А. И. Толмачевым в 1928 г.

Смена состава флоры при переходе от равнинного рельефа к горному в ландшафтном комплексе юга Иркутской обл. прослежена в докладе **В. В. Чепиноги** (Иркутский государственный университет). В качестве модельного участка им были избраны бассейны рек Ока и Ия (30 000 км^2), пересекающие предгорья Восточного Саяна, и соседствующая с ними Иркутско-Черемховская равнина.

Отмечены также закономерности в распространении реликтов.

Сообщение **М. В. Кожевниковой** (Казанский государственный университет (КГУ)) было посвящено исследованию внутренней пространственной неоднородности

флористических комплексов с использованием ГИС и аппарата теории нечетных множеств для целей крупномасштабного картографирования. Выделяемые таким образом флористические комплексы пространственно структурированы (имеют «ядро» и «коридор»); их границы не совпадают с границами формаций, выделенных по доминантно-физиономическому признаку, но хорошо соответствуют таковым ландшафтных единиц ранга урочищ. «Ядра» флористических комплексов соответствуют участкам, наиболее перспективным для заповедования.

Вечерняя дискуссия была посвящена проблеме оценки активности вида (ландшафтной, также парциальной и географической). Сравнивались оценки активности в шкале отношеиий и шкале порядков; выражение активности через 2 либо 3 компонента (встречаемость и среднее обилие плюс широта экологической амплитуды). Обсуждался биологический смысл показателя — мера преуспеяния вида на данной территории, мера ее насыщения видом (предел — 100 % покрытия в своем ярусе жизни). Активность как усредненный показатель (усреднение 2 или 3 компонентов) не заменяет и не исключает самостоятельного значения названных выше компонентов. Следует как можно скорее опубликовать модернизированную схему оценки активности в баллах и хотя бы грубо установить соответствие между оценками ее в баллах и в процентах (как среднего проективного покрытия). При невысоких значениях активности высокая встречаемость при низком обилии должны оцениваться выше, чем высокое обилие при низкой встречаемости.

13 сентября работа Школы-семинара открылась лекцией **Я. П. Дидуха** (Институт ботаники им. М. Г. Холодного НАН Украины) «Современные представления о ценофлорах и их анализ». В ней заострено виимание иа изучении ПФ как экотопологических составляющих КФ или ЛФ, на классификации их по местоположению со специфическим растительным населением. При классификации ПФ мыслимы 3 подхода: 1) учет специфики как местоположения (энтопия), так и растительного населения; 2) учет только первой из составляющих (классифицируются ландшафтные единицы); 3) учет только второй из них (классифицируются ценофлоры на базе совокупностей геоботанических описаний). Последний подход наиболее распространен на Украине, применяется также в Новосибирске сотрудниками ЦСБС СО РАН. Он тесно примыкает к методологии школы Браун-Бланке, но отличается большей свободой при экотопологическом расчленении растительного покрова ландшафта (на разных уровнях иерархии) и ориентирован на познание региональной флоры как целого (за ее пределами должен применяться с большой осторожностью). Привязка растительного населения к местоположению предполагает соответствие первого комплексу косвенно действующих факторов (рельеф, литология). Индикация по набору видов прямодействующих режимов среды должна опираться на периодический контроль за прямодействующими факторами.

В докладе **Е. Б. Поспеловой** «Сравнение парциальных флор в рамках двух локальных флор гор Бырранга (Восточный Таймыр)» были представлены результаты сравнительного анализа двух ЛФ, относящихся к разным физико-географическим районам — Главной Гряды и Восточного нагорья (соответственно центральная и восточная части) гор Бырранга.

Н. В. Орловской (Сыктывкарский государственный университет) доложены результаты исследования 8 приморских флор Восточноевропейской Арктики, как островных (Колгуев), так и материковых (Мало- и Большеземельская тундра, дельта Печоры). Выявленные флоры таксономически бедны, могут быть охарактеризованы как аллохтонные гипоарктические, при этом их формирование шло достаточно автономно друг от друга.

С. В. Дегтевой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) представлен стендовый доклад «Флористический состав осинников средней тайги». В нем дана таксономическая, географическая и эколого-ценотическая характеристика флористического состава осинников средней тайги в сравнении с характеристиками видового состава темнохвойных лесов. Показано изменение ценотической роли видов основных ярусов при смене коренных хвойных лесов лиственными.

В докладе докторанта СПбГУ **О. Г. Барановой** (Удмуртский государственный университет) «Сравнительный анализ флоры Вятско-Камского междуречья» представлены результаты четырехуровневого сравнительного анализа флоры упомянутой территории. Сравнению были подвергнуты как вся флора междуречья в целом, так и ее отдельные части, ЛФ и микрорефугиумы. В результате анализа были выявлены природная целостность флоры Вятско-Камского междуречья, черты ее своеобразия, восточноевропейский характер, а также длительный исторический путь автохтонно-аллохтонного развития. Волнообразные процессы смен растительности в плейстоцене и голоцене не всегда затрагивали набор видов отдельных сообществ (особенно лесостепных), сохранявшихся в микрорефугиумах. В настоящее время ПФ последних представляют собой флоры отдельных урочищ и фаций однотипных ландшафтов, зачастую значительно различающиеся по набору видов, что должно быть учтено при изучении ЛФ и КФ.

Итоги изучения флоры Кировской обл. представлены в одноименном докладе **Е. М. Тарасовой** (Кировский областной центр детско-юношеского туризма и экскурсий). Помимо собственных исследований автором проведена большая работа по выявлению и инвентаризации архивных флористических источников. Особый интерес представляют оценки устойчивости видов местной флоры к факторам урбанизации среды.

В докладе **Н. Н. Панасенко** (Брянский государственный педагогический университет) представлены результаты изучения флоры г. Брянска, расположенного на стыке подзон широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Флора Брянска (включая территорию лесопарков) к настоящему времени насчитывает 516 видов из 299 родов 83 семейств. Проведен ее таксономический, эколого-биологический и географический анализ. Синантропные виды в составе флоры составляют 50.6 % (261 вид). Степень адвентивизации 17.4 %. Характерными признаками урбанофлор выступают: 1) синантропизация, 2) усиление позиции адвентивного элемента, 3) преобладание видов плюризонального флористического комплекса, 4) терофитизация.

В озвученном **В. Е. Прохоровым** докладе **Т. В. Роговой** и др. (КГУ) «Ландшафтно-экологические закономерности флористического разнообразия на южном рубеже подтаежных хвойно-широколиственных лесов Среднего Поволжья» по данным флористического и геоботанического изучения ландшафтов Предволжья и Предкамья в пределах Республики Татарстан рассматриваются ландшафтно-экологические закономерности формирования фиторазнообразия. Накопление и обработка данных осуществлена с применением базы данных «ТАКАФ» (Татарский кадастр флоры) в составе региональной ГИС. Выявлены группы видов и их сочетаний, определяющие специфику фиторазнообразия ландшафтов и их топологических элементов.

В сообщении **В. Е. Прохорова** (КГУ) «Редкие виды сосудистых растений Республики Татарстан: критерии отбора, хорология, ресурсный потенциал» на основе базы данных «ТАКАФ» приводятся результаты ландшафтно-экологического анализа распространения редких видов местной флоры и оценка состояния их популяций.

Большой интерес вызвали и широко обсуждались представленные **И. Б. Кучеровым** (БИН РАН) многочисленные примеры и доказательства лабильности ценотических связей видов, возможности их дальних и сравнительно быстрых миграций в современную геологическую эпоху. По результатам исследований 1993—2000 гг. в различных регионах восточноевропейской тайги докладчиком были рассмотрены многочисленные примеры подзональной, секторальной и локальной изменчивости ценотической приуроченности видов сосудистых растений, включая основные доминанты и константы темно- и светлохвойной тайги, а также вероятные причины этого явления, как экологические (изменение спектра доступных экотонов), так и исторические (миграционно-флорогенетические). Проанализированы аргументы в пользу того или иного типа расселения видов, сопряженного либо индивидуального; возможный синтез этих гипотез рассмотрен на примере позднечетвертичной истории синузии сибирского приручейно-горно-лугового высокотравья. Обоснована гипотеза быстрого расселения видов, протекающего в масштабе характерного времени сукцессий. По

данным типологического анализа экотопов, на которых наблюдается концентрация видов на пределах распространения, предполагается, что последнее в посткатастрофические эпохи идет по водоразделам, а в условиях сформировавшейся растительности — преимущественно по малым водотокам. Дана комплексная оценка экологических условий вдоль малых рек, благоприятствующих расселению растений.

В ходе итоговой дискуссии 14 сентября участники семинара констатировали, что за 2 года, истекшие с V Рабочего совещания по сравнительной флористике[1] (сентябрь 1998 г.), исследования в России и соседних странах проходили успешно. Было решено также выразить особую благодарность организаторам за их гостеприимство и высокий уровень организации II Школы-семинара по сравнительной флористике.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 XII 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 5)

Стр.

ЛИШАЙНИКИ — LICHENES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

[1] В «Ботаническом журнале» (1999. Т. 84. № 6) была опубликована подробная научная хроника V Рабочего совещания с краткими резюме всех докладов.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 5) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 5) Стр.

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (095) 420-22-20 либо по электронной почте nauka@apr.ru WWW:HTTP:\\www. apr.ru

Заявка

на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство подписки и розницы (АПР)
во II-м полугодии 2001 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ____________
город ____________ ул. ____________ дом ________ корп. ________
код+тел. ____________ факс ____________ e-mail ____________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АПР (если обращались ранее) ____________
Просим оформить специальную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								150	
70112	Биологические мембраны	3								225	
27233	Биология внутренних вод	2								195	
71151	Биология моря	3								195	
71150	Биоорганическая химия	6								175	
70054	Биохимия	6								175	
70056	Ботанический журнал	6								180	
70147	Вопросы ихтиологии	3								225	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								210	
70211	Генетика	6								190	
70219	Геохимия	6								160	
70244	Доклады РАН	18								420	
70284	Журнал аналитической химии	6								175	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								210	
70293	Журнал общей биологии	3								195	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70294	Журнал общей химии	6								225	
70301	Журнал органической химии	6								210	
70296	Журнал прикладной химии	6								210	
70299	Журнал физической химии	6								270	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								180	
70333	Зоологический журнал	6								160	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								210	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								225	
70430	Кинетика и катализ	3								250	
70438	Коллоидный журнал	3								240	
71057	Координационная химия	6								175	
70495	Лесоведение	3								160	
70561	Микология и фитопатология	3								160	
70540	Микробиология	3								235	
70562	Молекулярная биология	3								250	
88744	Нейрохимия	2								250	
70359	Неорганические материалы	6								190	
70617	Нефтехимия	3								165	
70669	Океанология	3								235	
70676	Онтогенез	3								160	
70690	Палеонтологический журнал	4								210	
70743	Паразитология	3								150	
70701	Почвоведение	6								175	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								205	
70773	Радиационная биология и радиоэкология	3								165	
70777	Радиохимия	3								220	
70786	Растительные ресурсы	2								205	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								180	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								180	
70810	Сенсорные системы	2								160	
71003	Успехи современной биологии	3								150	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71007	Успехи физиологических наук	2								175	
71025	Физиология растений	3								255	
71152	Физиология человека	3								250	
71068	Химическая физика	6								160	
71051	Химия высоких энергий	3								160	
71052	Химия твердого топлива	3								175	
71063	Цитология	6								165	
71113	Электрохимия	6								190	
71110	Энтомологическое обозрение	2								280	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ——————————————————

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство подписки и розницы» в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М.П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АПР». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством подписки и розницы в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей Заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АПР по адресу: 103009 Москва, Страстной бульвар, дом 4, офис 94; тел. (095) 974-11-11, факс (095) 209-36-66, e-mail nauka@apr.ru nauka@apr.msk.su WWW:HTTP:\\ www.apr.ru.

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (095) 420-22-20 либо по электронной почте nauka@apr.ru WWW:HTTP:\\www. apr.ru

Заявка

на специальную подписку на журналы издательства «Наука» с доставкой по почте через Агентство подписки и розницы (АПР) во II-м полугодии 2001 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Географические науки • Технические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ____________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____ область (край, респ.) ____

город ____ ул. ____ дом ____ корп. ____

код+тел. ____ факс ____ e-mail ____

Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АПР (если обращались ранее) ____

Просим оформить специальную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10 · 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								190	
70010	Акустический журнал	3								200	
70237	Алгебра и анализ	3								260	
70030	Астрономический вестник	3								205	
70024	Астрономический журнал	3								235	
70053	Биофизика	3								250	
70134	Водные ресурсы	3								235	
70162	Вулканология и сейсмология	3								160	
70217	Геология рудных месторождений	3								175	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								195	
70215	Геоморфология	2								160	
70228	Геотектоника	3								175	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								175	
70253	Дефектоскопия	6								150	
70239	Дискретная математика	2								190	
70244	Доклады РАН	18								420	
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								175	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10×11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70290	Журнал научной и прикладной фотографии	3								130	
70298	Журнал технической физикн	6								195	
70303	Журнал экспернментальной и теоретической физики	6								285	
70324	Записки Всероссийского минералогического общестаа	3								180	
70335	Защита металлоа	3								165	
70406	Известия РАН. Механика жндкости и газа	3								195	
70408	Изаестня РАН. Механика таердого тела	3								195	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								195	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								280	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								195	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								235	
70407	Изаестия РАН. Энергетика	3								175	
70405	Изаестия РАН. Теория и системы упраалення	3								225	
70363	Известия Русского географического общества	3								150	
70420	Исследоаания Земли из космоса	3								190	
70459	Космические исследования	3								175	
70447	Кристаллография	3								270	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								175	
70560	Математические заметкн	6								145	
70512	Математический сборник	6								175	
70502	Математическое моделироаание	6								160	
70571	Микроэлектроника	3								145	
70670	Оптика и спектроскопия	6								235	
70642	Петрология	3								165	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								150	
70768	Письма а «Журнал технической физики»	12								210 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								180	
70748	Поверхность. Рентгеноаские, синхротронные и нейтронные исследования	6								175	
70706	Прикладная математика и механика	3								225	

Индекс	Наимсноваиис журнала	Количество выпусков в полугодие	Кол-во номеров журнала (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано номеров на II-е полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена 1-го номера в рублях	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70556	Проблемы машииостроения и иадежиости маппии	3								150	
70741	Проблемы передачи информации	2								150	
70776	Радиотехника и электроиика	6								175	
70797	Расплавы	3								160	
70810	Сенсорные системы	2								160	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								165	
70083	Теоретическая и математическая физика	6								180	
70965	Теория аероятиостей и ее применеиие	2								295	
70867	Теплофизика аысоких температур	3								210	
71002	Успехи математических иаук	3								235	
70361	Физика Земли	6								165	
71034	Физика и техника полупроводникоа	6								195	
71059	Физика и химия стекла	3								210	
71033	Физика мсталлоа и металлоаедеиие	6								165	
71058	Физика плазмы	6								175	
71023	Физика таердого тела	6								280	
71036	Функциоиальный аиализ и его приложения	2								150	
71140	Ядерная физика	6								255	

ВСЕГО заказано журналоа иа сумму: ______________________________

(*прописью*)

____

НДС не облагается. (В случае ааедения НДС на иаучиую периодику издательство будет аынуждеио проаести соотаетстаующую корректироаку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агеитстао подписки и розницы» а течение 5 банкоаских дией после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М.П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АПР». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством подписки и розницы в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, казанный Организацией в настоящей Заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АПР по адресу: 103009 Москва, Страстной бульвар, дом 4, офис 94; тел. 095) 974-11-11, факс (095) 209-36-66, e-mail nauka@apr.ru nauka@apr.msk.su WWW:HTTP:\\ www.apr.ru.

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка индивидуального подписчика ______________________
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» во II-м полугодии 2001 г. с доставкой по почте через Агентство подписки и розницы (АПР)______________________

Ф.И.О. (полностью)______________________

Место работы и должность ______________________

Полный почтовый адрес ______________________

телефон ______________ e-mail ______________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АПР (если обращались ранее) ______________

Индекс	Наименование журнала	На 2001 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплек-тов	Итого: сумма в рублях
		июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (095) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (095) 334-74-50, 974-11-11.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство подписки и розницы» (АПР) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует выполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством подписки и розницы в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей Заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АПР по адресу: 103009 Москва, Страстной бульвар, дом 4, офис 94; тел. (095) 974-11-11, факс (095) 209-36-66, e-mail nauka@apr.ru nauka @apr.msk.su WWW:HTTP:\\www.apr.ru.

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» во II-м полугодии 2001 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в I полугодии 2001 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2001» (т. 1) в отделениях связи и по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики перечисленных выше организаций для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство подписки и розницы» (АПР).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек **академических организаций** (БАН, БЕН, ИНИОН) могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2001 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АПР при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»